REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE
Tome 78, fasc. 2, n° 9: 235-293 — Juin 1971

Zur Fortpflanzungsbiologie des Alpensalamanders (*Salamandra atra* Laur.)

von

Hans-Peter HÄFELI

Mit 7 fig. und 8 Taf.

INHALTSVERZEICHNIS

I. EINLEITUNG

Der Alpensalamander (*Salamandra atra* Laur.) ist bezüglich seiner Fortpflanzungsbiologie unter den europäischen Amphibien die interessanteste und zugleich die am wenigsten erforschte Art.

Seit den Publikationen von v. Schreibers (1819, 1833), Czermak (1843) und Schwalbe (1896) können die folgenden Befunde als gesichert gelten: *Salamandra atra* bringt — im Gegensatz zu *Salamandra salamandra* — nur zwei Junge pro Trächtigkeit zur Entwicklung, obwohl auch hier eine grössere Zahl von Eiern aus den Ovarien in die Ovidukte gelangt. Die beiden bevorzugten Eier (Embryonaleier nach Czermak), je eines pro Uterus, einer sackartigen Erweiterung des Oviduktes, entwickeln sich anfänglich innerhalb einer Gallerthülle. Nach dem Verlassen der Eihülle ernährt sich die Larve durch Auffressen der rahmigen Dottermasse, welche durch den Zerfall und das Zusammenfliessen der übrigen in den Uterus gelangten, hüllenlosen Eier (Embryotropheier nach Czermak) entstanden ist. Nachdem diese Masse vollständig aufgezehrt ist, bleibt das Junge noch bis zur Vollendung des Larvenlebens im Uterus und ernährt sich mittels der

Kiemen von der durch die Uteruswand ausgeschiedenen Flüssigkeit. Gegen das Ende der Trächtigkeit werden die Kiemen resorbiert; die beiden Jungen kommen als voll metamorphosierte, lungenatmende Erdsalamander zur Welt und messen bei der Geburt etwa 50 mm.

Um jeweils ausführliche Beschreibungen des Uterusinhaltes zu umgehen, wählen wir die SCHWALBE'schen Bezeichnungen, welche die verschiedenen Entwicklungsstadien der Embryonen charakterisieren:

— Entwicklungsstadium I: Der Embryo befindet sich noch innerhalb der Gallerthülle.

— Entwicklungsstadium II: Die Larve liegt frei innerhalb des aus den übrigen Eiern stammenden Dotterbreies.

— Entwicklungsstadium III: Der Uterus ist frei von Dotterbrei, d.h. das Dottermaterial wurde von der Larve vollständig aufgefressen.

Nach FREYTAG (1955) erstreckt sich das Verbreitungsgebiet von *S. atra* über die Alpen und die Hochgebirge der westlichen Balkanhalbinsel, wo er im allgemeinen in den Höhen von 700 m bis über 3000 m angetroffen wird.

Aus der bisherigen Literatur gehen in bezug auf die Fortpflanzungsbiologie folgende, zum Teil recht widersprüchliche Angaben hervor:

A *Das Paarungsverhalten*

v. SCHREIBERS (1833, S. 532, Fussnote) schildert die Paarung mit folgenden Worten: „Das Männchen umfasst nehmlich, gleich den Fröschen, das Weibchen vom Rücken mit den Vorderfüssen fast um die Brust, und das Weibchen schlägt (was bey den Fröschen nicht geschieht) seine Vorderfüsse über jene des Männchens von hinten nach vorn und so kriechen sie oder vielmehr schleppen sie sich gemeinschaftlich vom Lande, wo der Act stets begann, ins Wasser, wo sie oft Stunden lang verblieben, theils ruhend, theils schwimmend, ohne dass weiter etwas bemerkt werden konnte, als bisweilen eine schwache Trübung der ihre Körper nächst umgebenden Wassermasse."

CZERMAK (1843) nimmt an, dass die Befruchtung der Eier innerhalb des Muttertieres infolge einer vorangegangenen Begattung stattfinden müsse, wobei, da kein Begattungsglied vorhanden sei, die männliche Kloakenöffnung sich an die weibliche anschmiege und der männliche Same unmittelbar, ohne Vermittlung von Wasser, in den weiblichen Körper übertragen werde. Seine Angaben stützen sich aber lediglich auf Vermutungen.

v. SIEBOLD (1858) schliesst anhand des anatomischen Befundes der männlichen Kloake ebenfalls auf eine direkte Samenübertragung. „Diese von mir vermuthete Vereinigung der männlichen und weiblichen Kloakenspalte dürfte durch eine Art Umarmung der beiden sich begattenden Salamander-Individuen sehr erleichtert werden" (S. 470).

Bei JACOB (1899) finden wir die Beschreibung einer Landkopulation von *S. atra:* „... wie ich es oft bei Alpensalamandern fand, die sich tagelang verfolgten, umklammerten, von Felsen und Wurzeln ins Wasser rollten, wieder herauskletterten und von neuem

begannen, ehe es zur wirklichen Begattung kam, die aber, wenn ich richtig beobachtet habe und nicht die eigentliche Paarung mit den Präliminarien verwechsle, nicht im Wasser, sondern auf dem Lande stattfand und einen Amplexus Bauch an Bauch darstellte, nach deren Lösung die Tiere sich nicht mehr beachteten."

Kammerer (1907) stimmt mit der Ansicht Jacobs völlig überein, schreibt er doch, auf das genannte Zitat Bezug nehmend: „Landkopulationen hat Jacob bei *Sal. atra* festgestellt, aber das Ergebnis, da es anscheinend nicht oft genug kontrolliert werden konnte, nicht mit der Sicherheit ausgesprochen, die ihm nach meinen späteren Beobachtungen gebührt..." (S. 36). Kammerer beschreibt auch Wasserkopulationen: „Imr Wasser dagegen kommt es zu keiner so starken Näherung der Genitalöffnungen: hie werden die Spermatophoren nach Tritonart einfach auf den Boden gesetzt und von da aus seitens des Weibchens aktiv mittels der Cloake, welche tastend und sich weit öffnend über den Boden dahingleitet, aufgesaugt" (S. 34).

Hegener (1933) berichtet: „Auch den Begattungsakt konnte ich wiederholt erleben. Das Männchen umklammert, auf dem Rücken des Weibchens liegend, dieses mit den Vorderbeinen und reibt unermüdlich seinen Kopf an dessen Kopf. Ueber eine halbe Stunde habe ich das mit angesehen und bin weggegangen, ohne dass sich etwas geändert hätte. Eine Vereinigung der Geschlechtsteile habe ich nicht beobachtet."

Harms (1946) hatte den Umklammerungsakt mehrfach beobachtet und übereinstimmend mit den älteren Beschreibungen gefunden. „Bei der Begattung wird die Spermatophore des Männchens in die Kloake des Weibchens übertragen und gelangt in das von v. Siebold entdeckte Receptaculum seminis. Wie dieser Vorgang sich in den Einzelheiten abspielt, ist bisher noch unbekannt. Der Spermavorrat reicht sicher für mehrere Befruchtungen aus, denn man findet auch bei trächtigen Weibchen oft die Receptacula mit Spermien gefüllt" (S. 258).

B *Das Embryonalei und die Embryotropheier*

Nach v. Schreibers (1833) gelangen beim Alpensalamander „20 und mehr" Eier in jeden Uterus (S. 530). Er glaubt, dass die Eier „allesammt und gleichzeitig in den Eyergängen oder was mir wahrscheinlicher ist, schon in den Eyerstöcken befruchtet werden" (S. 531, Fussnote).

Nach Czermak (1843) gelangen 40 bis 48 Eier in jeden Uterus. Obwohl er für unwahrscheinlich hält, dass nur ein Ei befruchtet wird, komme doch dem Embryonalei eine bisher unbekannte Eigenschaft in Beziehung seiner feinsten Struktur zu, wodurch es sich vor allen anderen Eiern im Eierstocke charakterisiere (S. 11).

Nach v. Siebold (1858) gelangt von 50 bis 60 Eiern „jedesmal nur ein einziges und zwar immer das unterste Ei zur Entwicklung" (S. 469).

Nach Fatio (1872) empfängt jeder Uterus 10 bis 25 Eier, von denen sich je drei bis vier anfänglich entwickeln, später aber bis auf eines zugrunde gehen; die übrigen Eier bleiben unbefruchtet (S. 505).

Schwalbe (1896) ist zu der Anschauung gelangt, „dass alle (Original gesperrt gedruckt) in den Oviduct gelangenden Eier der *Salamandra atra* befruchtet werden und zwar im cranialen Ende des Oviduct, dass aber alle bis auf eines früher oder später in der Entwicklung zurückbleiben, um entweder frühzeitig zu zerfallen oder es noch zur Bildung kleiner Neben-Embryonen zu bringen" (S. 381).

Nach KAMMERER (1904) gelangt bei *S. atra* „eine annähernd eben so grosse Zahl von Eiern, wie bei Maculosa, aus den Eierstöcken in die Eileiter, woselbst sie alle befruchtet werden, aber nur ein einziges Ei auf jeder Seite entwickelt sich zum Embryo ...; alle übrigen Eier entwickeln sich nach den ersten Furchungsstadien nicht weiter, sondern fliessen zu einem Dotterbrei zusammen" (S. 167).

Nach HIRZEL (1909) kann die Zahl der in die Uteri gelangenden Eier „eine so verschiedene sein, so verschieden die Gesamtzahl der Eier in den Ovarien ist" (S. 28). Die Zahl der befruchteten Eier betrachtet er als „beschränkt". Dieser Zahl aber bestimmte Schranken zu setzen, wage er um so weniger, als ihm Beobachtungen über Sperma im Uterus fehlten.

WUNDERER (1910) nimmt „mit Berechtigung" an, „dass zumindest die zuerst in den Uterus gelangenden Eier, das spätere Embryonalei und einige Embryotropheier, ursprünglich einander vollkommen gleichwertig sind und sich ein Unterschied erst im Oviduct selbst dadurch ausbildet, dass im caudalen Abschnitte Vorkehrungen getroffen sind, die nur die Befruchtung eines Eies gestatten" (S. 55). Eine selbst nur teilweise Entwicklung der Embryotropheier stellt der Autor in Abrede.

WEBER (1922) fand bei der mikroskopischen Untersuchung der Eier aus einem Uterus alle Embryotropheier stark polysperm. „J'ai compté chez eux, non sans peine, de quatre vingt-dix-sept à plus de deux-cents noyaux spermatiques par œuf " (S. 328). Die Befruchtung der Eier vermutet er in der Leibeshöhle des Weibchens.

HARMS (1946) ist der Ansicht, dass „im Maximum 30 Eier" in jeden Uterus gelangen, (S. 258) von denen nur ein kleiner Teil befruchtet werde (S. 260).

Alle genannten Autoren sind sich darin einig, dass die Embryotropheier früher oder später zu Nahrungsdotter zerfallen, welcher von der Larve aufgefressen wird und ihr als Nahrung dient.

C *Die Zeit der Trächtigkeitsaufnahme und die Trächtigkeitsdauer*

Nach v. SCHREIBERS (1833) ist die Dauer der Trächtigkeit bei *S. atra* „ungleich länger und beinahe noch einmal so lang" (S. 531) als bei *S. salamandra*, welche „wie mir scheint mehrmals im Jahre, vom May bis September" gebiert. Es würde somit eine Trächtigkeitsperiode weniger als ein Jahr dauern.

CZERMAK (1843) kommt durch die Befunde bei der Eireifung in den Ovarien zu dem Schlusse, „dass jedes Salamanderweibchen jährlich wenigstens (Original gesperrt gedruckt) zwey Trachten zu vollenden im Stande sey, und dass die zweyte Tracht in vielen Fällen ohne neuerdings erfolgter Begattung vor sich gehen könne" (S. 8).

v. SIEBOLD (1858) kann die Angaben von CZERMAK über die Trächtigkeitsdauer anhand seiner eigenen Sektionsbefunde „vollkommen bestätigen" (S. 473).

FATIO (1872) kommt nach der Untersuchung einer grossen Zahl von Salamanderweibchen zu folgendem Schluss: „le développement, tout interne, de la jeune Salamandre noire dure normalement près de onze mois" (S. 503).

Nach v. CHAUVIN (1877) gebiert der Alpensalamander „im Laufe des Jahres, zur warmen Zeit mehrere Male, wahrscheinlich 2—3 Mal" (S. 327).

Nach WIEDERSHEIM (1890) erfolgt der Eintritt von Eiern in den Ovidukt „mehrmals vom Frühjahr bis tief in den Sommer hinein, eine Copulation aber findet nur einmal und zwar im Frühjahr statt" (S. 470).

SCHWALBE (1896) bezieht keine direkte Stellung zur Frage der Trächtigkeitsdauer, doch scheint er sich in dieser Frage an CZERMAK und v. SIEBOLD anzuschliessen. Er hält nämlich den von v. SIEBOLD bei *S. atra*, *S. maculosa* und Triton gemachten Befund über die von aktiven Spermien strotzenden Receptacula seminis für geeignet, die während eines Jahres wenigstens zweimal stattfindende Trächtigkeit des Alpensalamanders ohne neuerlich erfolgte Begattung zu erklären (S. 343).

KAMMERER (1904, S. 246) glaubt, dass *Salamandra atra* nur in der Montan- und unteren Alpinregion zweimal, in der höheren Alpin- und Schneeregion jedoch nur einmal gebären dürfte. Wie ihm „unter naturgemässen Bedingungen gefangen gehaltene Alpensalamander beweisen, vollendet das Weibchen zwei Trächtigkeitsperioden im Jahre."

HIRZEL (1909) gelangt anhand von Sektionsbefunden zu folgendem Schluss: „Das Weibchen macht jährlich in der Regel zwei, im günstigsten Falle drei Trächtigkeitsperioden durch" (S. 37).

WUNDERER (1910) steht im krassen Widerspruch zu den Angaben sämtlicher früheren Autoren, kommt er doch zu folgenden Resultaten: „Der Alpensalamander bringt in der Montanregion erst im 3. Jahre der Trächtigkeit seine Jungen zur Welt; er besitzt somit eine zweijährige Trächtigkeitsdauer" (S. 38).

HARMS (1946) nimmt an, dass der Alpensalamander bei genügend langer Sommerzeit wohl regelmässig einmal im Jahr, in höheren Lagen aber meist nur alle 2 Jahre gebäre (S. 257). Dem Autor war die Arbeit von WUNDERER nicht bekannt.

Nach VILTER (1960) erstreckt sich die Trächtigkeit des Alpensalamanders mindestens über drei oder vier Jahre (S. 290).

In unmittelbarem Zusammenhang mit der Trächtigkeitsdauer steht die Frage nach der Zeit der Trächtigkeitsaufnahme. Für jene Autoren, welche eine mehrmalige Trächtigkeit innerhalb eines Jahres annehmen, kann *S. atra* selbstverständlich nicht an eine bestimmte Zeit der Trächtigkeitsaufnahme gebunden sein; diese würde sich vielmehr zwangslos über die ganze wärmere Jahreszeit ausdehnen.

Eine zeitgebundene Trächtigkeitsaufnahme käme daher nur für jene Fälle in Frage, wo ein Weibchen jährlich nur eine Tracht vollendet oder die Trächtigkeitsdauer ein Jahr überschreitet.

FATIO (1872), der die Entwicklungsdauer auf nahezu elf Monate berechnet hat, schliesst aus dem verschiedenen Entwicklungsgrad der Embryonen bei verschiedenen Weibchen, dass auch der Entwicklungsbeginn zu verschiedenen Jahreszeiten stattfinden könne (S. 504).

KAMMERER (1904) nimmt für die *S. atra* in der höheren Alpin- und Schneeregion nur eine Fortpflanzungsperiode an, stellt aber eine zeitgebundene Trächtigkeitsaufnahme deutlich in Abrede. Schon allein daraus, dass das Vorkommen von geburtsreifen Embryonen im Uterus an keine bestimmte Jahreszeit gebunden sei, wäre der Schluss zu ziehen, dass für die einheimischen Erdsalamander keine bestimmte Fortpflanzungszeit existiere. „Bei *Salamandra atra* trifft dies auch vollkommen zu" (S. 246).

Die gleiche Ansicht wird auch von HARMS (1946) vertreten: „*Salamandra atra* hat aber auch heute noch keine jahreszeitlich festgelegte Brutperiode" (S. 266).

Einzig nach WUNDERER (1910) besitzt *S. atra* „eine beschränkte Fortpflanzungszeit, die sich bei einer Höhenlage von etwa 1000 m über den ganzen Juni ausdehnt; nach

dieser Zeit werden Weibchen in genannter Höhenlage in der Regel nicht mehr trächtig" (S. 37).

D *Anomalien der Fortpflanzung*

v. Schreibers (1833) gibt an, dass gewöhnlich die beiden Jungen eines Weibchens im gleichen Entwicklungsgrad stünden, doch komme es nicht selten vor, dass das eine schon nahezu geburtsreif ist („pullus"), während das andere noch lange Kiemen besitzt („gyrinus") und von der Dottermasse eingehüllt ist. Diese Verschiedenheit werde „wohl höchst wahrscheinlich durch das spätere zufällige Absterben oder verhinderte Entwickeln des ursprünglich vorgereiften Eyes in den frühern Stadien der Evolution und durch das Eintreten eines andern minder vorgerückten an dessen Stelle, veranlasst" (S. 531).

Czermak (1843) hat unter der grossen Anzahl von Exemplaren weiblicher Salamander „nur ein einziges Mal zwei halb entwickelte Embryonen in dem rechten Uterus gefunden, wovon der eine sehr verkümmert und todt war" (S. 3, Fussnote). Ferner beobachtete er „doch wenigstens 10—12 mal", „dass, obwohl die Entwicklung der Embryonen der einen oder andern Seite sehr häufig verschieden ist, ... in einem Uterus ein beinahe vollkommen entwickelter Embryo enthalten war, während der andere einen kaum der Eihülle entschlüpften trug" (S. 9).

v. Siebold (1858) war „einige Male" im einen oder andern Uterus „neben einem halberwachsenen ebenmässig gebildeten Fötus ein eigenthümlicher ovaler oder rundlicher grauer Körper aufgefallen, welcher in Grösse kaum ein reifes gelbes Ei dieses Erdmolches übertraf." Die Entstehung dieser missgestalteten Embryonen oder „Monstra" erklärt er sich dadurch, „dass in jenen Fruchthältern ein zweites Ei unvollständig befruchtet wurde" (S. 469).

Bei Fatio (1872) finden wir folgende Angabe: „... comme je l'ai souvent constaté, deux foetus grandissent simultanément et entièrement libres dans chaque matrice, jusqu'à une longueur totale de douze à seize millimètres environs. Puis, la nature ayant fait son choix, l'un des deux doit succomber, pour servir à son tour d'aliment au plus favorisé" (S. 505).

Nach Schreiber (1875, S. 74) kommt es „ausnahmsweise" vor, dass zwischen der Geburt der beiden Embryonen ein längerer oder kürzerer Zwischenraum verfliesst.

Wiedersheim (1890) fand unter 38 trächtigen Weibchen in einem Falle 3, in einem anderen Fall 4 Junge. Abgestorbenen Embryonen begegnete er zweimal (S. 471).

Schwink (1891) fand „mehr als zwei Embryonen in einem Muttertier öfters". Bei einem Weibchen lagen die Embryonaleier im kaudalen Bereich der Uteri, waren unentwickelt und „eigenartig verändert, indem zahlreiche Vacuolen unter der Dotterhaut auftraten." Als Ursache dieser Veränderungen vermutet der Autor die abnorme Lage der beiden Eier im Dotterbrei. Auch fand er eine beträchtliche Anzahl verkrüppelter, relativ weit entwickelter Embryonen. „Die meisten derselben lebten noch, als ich sie aus ihren Hüllen befreite, und sie machten energische Fluchtbewegungen, als ich einige von ihnen in die Konservierungsflüssigkeit brachte" (S. 298, Fussnote).

Schwalbe (1896) beschreibt vier Anomalien: 1. Im linken Uterus normaler Befund mit einem „Hauptembryo" von 33 mm Länge, rechts in der mit Dotterbrei strotzend gefüllten Uterinanschwellung ein 9 mm langer, missgebildeter Embryo ohne äussere Kiemen. 2. In beiden Uteri neben einem normal ausgebildeten „Hauptembryo" ein missgestalteter „Nebenembryo". 3. Links ein nahezu reifer „Hauptembryo" rechts im

fadenziehenden Dotterbrei ein mit einer Hülle versehenes Ei, das bei makroskopischer Betrachtung keine Entwicklung erkennen liess. 4. Rechter Uterus leer, linker Uterus mit einem gelben Dotterpfropf von 4 mm Durchmesser (S. 354 und 357).

Kammerer (1904) fand (Tabelle B, S. 245) bei der Sektion von Salamanderweibchen 3mal je 3 und einmal 4 Embryonen in den Uteri; ferner 2mal 1 und einmal 2 „Nebenembryonen“ = „Abortivembryonen“. Zudem verzeichnete er insgesamt 34 Frühgeburten; dabei wurde „24mal der normale, aus zwei Jungen bestehende Satz geworfen, 10mal jedoch wurden drei, 3mal sogar vier Junge geworfen“ (S. 219). Aus den Angaben Kammerers lassen sich für diese frühgeborenen Alpensalamander Entwicklungszeiten von vier Monaten im Minimum und sieben Monaten im Maximum berechnen.

Hirzel (1909) begegnete in den vier zur Untersuchung gelangten Serien von Alpensalamanderweibchen 5mal drei und 3mal vier normal ausgebildeten Jungen; ferner zeigte ein Weibchen im linken Uterus neben einem „Hauptembryo“ einen „Abortivembryo“, ein anderes Weibchen im rechten Uterus zwei „Hauptembryonen“ und im linken Uterus neben einem „Hauptembryo“ einen „Abortivembryo“ (S. 16 und Tabelle S. 18/19).

Wunderer (1910) gibt 9 Fälle mit mehr als zwei Embryonen an, wobei sechs Weibchen nur auf der einen Seite, drei beidseitig je zwei Embryonen aufwiesen. Unter den sechs ersten Fällen wurden viermal ausschliesslich normale Embryonen verzeichnet, einmal eine Missbildung neben einem normalen Embryo und einmal eine Doppelmissbildung. Unter den drei Fällen mit vier Embryonen zeigten zwei Weibchen normale Embryonen, während der dritte Fall drei verschieden grosse normale Embryonen des Stadiums III und eine Missbildung aufwies. Anomalien, bei denen die Embryonen entweder auf der einen oder auf beiden Seiten abgestorben waren oder in der Dottermasse sich nicht vorfanden, wurden in 17 Fällen einseitig und in drei Fällen doppelseitig beobachtet. Von ungleichzeitiger Geburt der Jungen eines Weibchens hat Wunderer „gegen 20 Fälle notiert“. Folgende Anomalien wurden ein einziges Mal beobachtet: 1. Der eine Uterus enthielt einen Embryo des Stadiums II, der andere einen Embryo des Stadiums I. 2. Ungleichzeitiges Heranreifen der beiden Ovarien. Das rechte Ovar zeigte reife Eier, der betreffende Uterus war leer; im linken Ovar waren die Eier als winzige, weissliche Pünktchen erkennbar, „der betreffende Uterus enthielt einen Embryo, dessen Entwicklung offenkundig im Vorjahre begonnen hatte.“ 3. Der eine Uterus enthielt nur trübe Flüssigkeit, der andere einen Embryo des Stadiums II; die Dottermasse dieses Uterus war im Vergleiche zu normalen Befunden nahezu verdoppelt. Beide Ovarien zeigten aber „im gleichen Masse die Spuren von stattgehabter Ovulation“. Das Zustandekommen dieser Anomalie erfolgte dadurch, „dass der Eintritt der Eier in den einen Oviduct unterblieb.“ 4. Beide Uteri enthielten je einen Embryo des Stadium I. Obwohl aber „beide Ovarien Spuren von gleichmässig stattgehabter Ovulation erkennen liessen, fanden sich in einem Uterus nahezu dreimal soviel Embryotropheier (gegen 100) wie im anderen Uterus vor.“ Mitunter traf Wunderer Anomalien der Ovarier in Form grösserer oder kleinerer zystöser Bildungen, von denen er aber „mangels einer mikroskopischen Untersuchung vorläufig nicht aussagen kann, ob die pathologische Veränderung vom Ovarialei oder dem Follikelepithel oder andernorts ausgegangen ist.“

Bei den verschiedenen Autoren bestehen im Einzelnen grosse Unsicherheiten und widersprüchliche Angaben, insbesondere in bezug auf die folgenden Punkte: 1. Paarungsverhalten, 2. Zeitpunkt der Paarung, 3. Zeitpunkt der Ovulation,

4. Zahl der befruchteten und zur Entwicklung gelangenden Eier, 5. Ort der Befruchtung, 6. Dauer der Trächtigkeit, 7. Lage der Larven im Uterus, 8. Geburtsvorgang, 9. Ursachen der Entstehung von Anomalien der Fortpflanzung.

Die vorliegende Arbeit setzte sich das Ziel, das Paarungsverhalten von *S. atra* abzuklären und die intrauterine Entwicklung an Alpensalamanderpopulationen verschiedener Höhen über Meer systematisch zu untersuchen, um in den umstrittenen Punkten Klarheit zu schaffen.

Meinem verehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. G. Wagner, möchte ich für seine wertvollen Anregungen und kritischen Bemerkungen, die mir in meiner Arbeit ausserordentlich behilflich waren, den aufrichtigsten Dank aussprechen. Bedanken möchte ich mich auch bei den Polizeidirektionen der Kantone Uri, Schwyz und Glarus, die mir in bereitwilliger Weise die Erlaubnis zum Fange von Alpensalamandern erteilt haben. Ein besonderer Dank gilt auch meinem früheren Biologielehrer an der Kantonsschule Winterthur, Herrn Dr. R. Bolliger, wusste er doch in mir die Freude und das Interesse an der Biologie zu fördern.

II. MATERIAL UND METHODE

Die für die vorliegende Untersuchung verwendeten Alpensalamander wurden von August 1966 bis August 1968 in den zentralschweizerischen Alpen an den folgenden Fundorten gesammelt: Urnerboden (1400 und 1700 m Höhe, Klausengebiet, Kanton Uri), Grosser Runs (1000 bis 1050 m Höhe, bei Einsiedeln, Kanton Schwyz) und Linthal (650 m Höhe, Kanton Glarus).

Die Tiere des Urnerbodens stammen aus dem Kirchhügel von Spitelrüti, welcher sich als Zeuge eines Felssturzes etwa 40 m steil über den Boden von Riedrüti erhebt. Das Hügelmaterial stammt aus den Liasfelsen unterhalb der Terrasse von Zingel und wird von einer Weidedecke überzogen, die dem Kammgras-Typus angehört. Die Bewässerung ist spärlich und erfolgt nur durch Regenfälle. Hier finden die Salamander in z.T. selbst gegrabenen Erdgängen und in dem unter der Humusschicht liegenden, locker gefügten Schottermaterial reichlich Unterschlupf.

Die Tiere aus 1700 m Höhe wurden im steilen, vorwiegend mit Pestwurz *(Petasites)* bewachsenen Schuttkegel am Fusse der Läcki-Wand, oberhalb des Wegleins zur Zingelalp, gesammelt. Auch hier ist die Bewässerung spärlich. Während sich die Alpensalamander nach ausgiebigen Regenfällen unter den an der Oberfläche liegenden Steinen aufhalten, verkriechen sie sich bei trockenem Wetter in die Tiefe des Schuttkegels und lassen sich nur sehr schwer finden.

Die Tiere aus dem Grosser Runs wurden im Fichten- und Mischwald links und rechts des Grossbaches in einer Höhe von 1000 m gesammelt. Die Lokalität

zeigt einen starken Kraut-, Moos- und Farnbewuchs und wird durch den Bergdruck dauernd mässig feucht gehalten.

Die Alpensalamander aus Linthal (650 m) stammen aus dem etwa 30 m breiten Eschengürtel, welcher sich vom Anfang der Klausenstrasse gegen den Bahnhof Linthal hinzieht. Der Boden ist vorwiegend mit Steinschutt bedeckt und zeigt krautigen Bewuchs. Die Bewässerung ist spärlich.

Im Sinne von Art. 24 der Vollziehungsverordnung zum Bundesgesetz über den Natur- und Heimatschutz vom 27. Dezember 1966 gelten auf dem ganzen Gebiet der Schweiz die Amphibien als geschützt. Es mussten daher bei den Polizeidirektionen der Kantone Uri, Schwyz und Glarus Bewilligungen für den Fang von Alpensalamandern eingeholt werden.

Obwohl die untersuchten Gebiete stark mit *S. atra* besiedelt sind, hatte ich nie Gelegenheit, Massenwanderungen zu beobachten, wie sie in der Literatur oft Erwähnung finden. Bei kalter Witterung, Wind oder Nebel zeigten sich die Alpensalamander nie im Freien und verharrten bei schönem, trockenem Wetter oft tagelang in ihren Schlupfwinkeln. Dieser Umstand erschwerte das Auffinden der Tiere trotz guter Ortskenntnis oft ganz erheblich und zwang mich nicht selten, stundenlang Steine zu wenden. Einzig während oder nach ausgiebigen warmen Regenfällen liessen sich die Alpensalamander — doch nur in den Nacht- und frühen Morgenstunden — recht zahlreich erblicken. Besonders schwierig und zeitraubend erwies sich die Abklärung des Paarungsverhaltens.

In 31 Serien wurden insgesamt 333 Weibchen gesammelt und seziert. Diese Zahl darf in bezug auf den Bestand an Salamandern in jenen Gebieten als gering betrachtet werden. Beim Sammeln wurde darauf geachtet, nach Möglichkeit aus allen vier Höhenlagen zu jeweils gleichen Beobachtungszeiten und über die ganze wärmere Jahreszeit verteilt Tiere zu erhalten, um die intrauterine Entwicklung direkt vergleichen zu können. Es wurden folgende Serien untersucht:

Serie	Fundort	gesammelt	getötet	Anzahl ♀
1	Klausen 1700 m	6.+ 7. 8.66	20. 9.66	15
2	Klausen 1400 m	12.—15. 8.66	8.10.66	10
3	Klausen 1700 m	21.—23.10.66	24.10.66	11
4	Klausen 1400 m	17.—19.10.66	15. 1.67	9
5	Klausen 1400 m	1. 6.67	2.+ 3. 6.67	10
6	Klausen 1700 m	14.+15. 6.67	20.+21. 6.67	15
7	Grosser Runs 1000 m	28.6.67	29.6.67	8
8	Grosser Runs 1000 m	15.7.67	16.7.67	10
9	Grosser Runs 1000 m	23.7.67	23.7.67	7
10	Grosser Runs 1000 m	25.8.67	25.8.67	6
11	Linthal 650 m	20.9.67	22.9.67	17
12	Klausen 1700 m	19.9.67	23.9.67	14

Serie	Fundort	gesammelt	getötet	Anzahl ♀
13	Klausen 1400 m	20.9.67	24.9.67	10
14	Grosser Runs 1000 m	9.5.68	11.5.68	10
15	Linthal 650 m	15.5.68	16.5.68	4
16	Klausen 1400 m	15.5.68	16.5.68	16
17	Grosser Runs 1000 m	21.5.68	21.5.68	11
18	Grosser Runs 1000 m	25.5.68	27.5.68	11
19	Klausen 1400 m	28.5.68	29.5.68	8
20	Linthal 650 m	28.5.68	29.5.68	6
21	Linthal 650 m	4.6.68	6.6.68	7
22	Klausen 1700 m	5.6.68	6.6.68	13
23	Klausen 1400 m	5.6.68	6.6.68	12
24	Grosser Runs 1000 m	18.6.68	18.6.68	8
25	Linthal 650 m	25.6.68	26.6.68	9
26	Klausen 1700 m	25.6.68	26.6.68	12
27	Klausen 1400 m	25.6.68	26.+27.6.68	15
28	Grosser Runs 1000 m	2.7.68	2.7.68	12
29	Linthal 650 m	7.8.68	9.8.68	13
30	Klausen 1700 m	7.8.68	9.8.68	13
31	Klausen 1400 m	7.8.68	10.8.68	11
			Total:	333 ♀

Um den Temperaturfaktor, welcher die Larvenentwicklung beeinflussen kann, auszuschliessen, wurden die Tiere möglichst kurz nach dem Sammeln getötet und seziert. Nur die Serien 1, 2 und 4 wurden längere Zeit im Freien in Terrarien gehalten.

Die Tiere wurden mit Chloroform getötet (drei- bis fünfminütiger Aufenthalt in Gefäss mit chloroformgetränktem Wattebausch). Diese Tötungsmethode übte auf die Larven keinen nachteiligen Einfluss aus, da die Uteri offenbar hermetisch gegen die Kloake abgeschlossen sind. Die Larven chloroformierter Weibchen, welche durch Sektion gewonnen werden, sind daher auch nach dem Tod des Muttertieres noch am Leben und lassen sich, so weit dies wünschenswert ist, zur Lebendbeobachtung im Wasser weiter verwenden. Die sezierten Muttertiere sowie deren Larven wurden zur weiteren Aufbewahrung in 70%igem Alkohol, Eier und frühe Larvenstadien in 10%igem Formalin konserviert.

Es sei an dieser Stelle noch vermerkt, dass das Aufbewahren getöteter Tiere zwecks späterer Sektion in 70%igem Alkohol nicht ratsam ist. Dies gilt vor allem für Weibchen mit Larven des SCHWALBE'schen Stadiums II, da der Dotterbrei in den Uteri unter dem Einfluss des Alkohols zu einer mehr oder weniger harten

Masse gerinnt. Es ist dann sehr schwierig, die äusserst zarten Kiemen der Larven aus dem Dotterpfropf freizulegen, ohne sie zu beschädigen.

Zur Herstellung von Schnittserien wurden Eileiter mit absteigenden Eiern und Embryotropheier aus Uteri mit Bouin fixiert und die Schnitte in Hämalaun-Eosin gefärbt. Die gleiche Färbemethode wurde auch für Ausstrichpräparate von Eiern verwendet.

Das Paarungsverhalten und die Sektionsbefunde wurden mit einer Pentax SV Spiegelreflexkamera bei Blitzlicht photographiert (Film: Ilford Pan F, 18 Din).

III. ERGEBNISSE

A. Das Paarungsverhalten

Das Paarungsspiel des Alpensalamanders ist in der wissenschaftlichen Literatur, soweit wir sie überblicken, bisher nirgends genau beschrieben.

In den Sommern 1967 und 1968 gelang es mir, im Urnerboden (1400 m) und im Grosser Runs bei Einsiedeln (1000 m) das Paarungsverhalten mehrmals im Freien zu beobachten und in seinen einzelnen Phasen zu photographieren. Es spielte sich in den beobachteten Fällen wie folgt ab:

1. *Die Verfolgung :*

Die sonst so trägen Männchen von *S. atra* zeigen zur Paarungszeit bei Regenwetter eine grosse Lebhaftigkeit, Sie verfolgen behende und mit grosser Ausdauer jeden sich bewegenden Salamander. Die Verfolgungsreaktion wird rein optisch, durch die Bewegung, ausgelöst. Das Weibchenschema ist offensichtlich sehr grob. Ein paarungsbereites Männchen reagiert auf Weibchen, Männchen und Jungtiere. Selbst an einer Schnur gezogene, dunkle Attrappen, wie z.B. Holzstücke und Tannzapfen, werden verfolgt. Die Verfolgung wird aufgegeben, sobald sich das verfolgte Objekt nicht mehr bewegt.

2. *Aufsteigen und Kopfreiben :*

Hat das Männchen ein Weibchen erreicht, steigt es von hinten oder von der Seite her auf dessen Rücken (Taf. I, fig. 1). Mit einem losen Griff der Vorderbeine — oftmals mit einem eigentlichen Klammergriff — umfasst es von oben her den Hals des Weibchens und beginnt dessen Kopfoberseite mit seiner Kehle zu reiben (Taf. I, fig. 2). Dabei führt der stark nach unten drückende Kopf des Männchens pendelnde Bewegungen aus. Die Kopfbewegungen sind so kraftvoll, dass das Männchen manchmal das Weibchen unter sich zurückschiebt und vornüber

gleitet, um aber bald wieder aufzusteigen. Das Kopfreiben kann sich bis zu einer halben Stunde und mehr hinziehen.

3. *Unterkriechen und Klammern:*

Nun steigt das Männchen vom Weibchen herunter und versucht, seinen Kopf seitlich unter den Rumpf des Weibchens zu schieben. Dies geschieht meist in der Bauch- oder Schultergürtelregion (Taf. II, fig. 1). Gelingt ein Vorstoss des Kopfes, so stemmt es diesen reflexartig in den Nacken, unter gleichzeitigem Aufrichten des Vorderkörpers (Taf. II, fig. 2). Dadurch wird das Weibchen vorne vom Boden abgehoben und ein Entkommen damit erschwert. Mit schlängelnden Bewegungen ist das Männchen bemüht, seinen Körper ganz unter den des Weibchens zu schieben. Durch pendelnde Kopfbewegungen und mehrmaligen Nackenschub wird nun das Weibchen so weit nach hinten gedrückt, dass seine Kehle über den Kopf des Männchens zu liegen kommt. Ist dies der Fall, so reibt das Männchen, mit dem erhobenen Kopf ruckartig pendelnd, von unten her die Kehle des Weibchens. Alsdann umfasst es mit weit ausholenden Bewegungen der Vorderbeine von hinten her die Oberarme des Weibchens und beginnt diese zu klammern. Beim Klammergriff (Taf. III, fig. 1) schauen die Oberarme des Männchens nach hinten oben, die Unterarme mehr oder weniger waagrecht nach vorne, die Hände nach hinten unten. In der Beuge zwischen Ober- und Unterarm sind die Oberarme des Weibchens festgeklemmt, und es bedarf einiger Anstrengung, wenn sich ein nicht paarungsbereites Weibchen befreien will. In dieser Lage stehen die Vorderbeine des Weibchens auf dem Boden; die Hinterbeine berühren ihn mit den Zehen. Fluchtversuche eines sich sträubenden Weibchens beantwortet das Männchen mit einem kräftigen Nackenschub und gleichzeitigem leichtem Aufrichten des Vorderkörpers, so dass die Vorderbeine des Weibchens buchstäblich den Boden unter den Füssen verlieren. Damit ist dem Weibchen jede Möglichkeit der Fortbewegung genommen. Versucht es sich aber dennoch, z.B. durch windende Körperbewegungen, aus der Umklammerung zu lösen, so geht das Männchen so lange mit ihm auf dem Rücken herum, bis es seine Fluchtversuche eingestellt hat. Gleichzeitig reibt das Männchen mit zunehmender Intensität von unten her die Kehle des Weibchens (Taf. III, fig. 2). Bei der gemeinsamen Fortbewegung liefern die Hinterbeine des Männchens die Hauptkraft. Vorne werden die beiden Körper durch die Vorderbeine des Weibchens abgestützt. Diese werden aber durch die sie umklammernden Männchenbeine geführt.

4. *Schwanzwurzelreiben und Absetzen des Spermatophors:*

Hat sich das Weibchen beruhigt, so presst das Männchen seine Schwanzwurzel von unten gegen dessen Kloake und reibt sie mit weit ausholenden horizontalen Schwanzbewegungen (Taf. IV, fig. 1). Während des Kloakenreibens

treten die Kloakenwülste des Männchens stärker hervor und beginnen zu klaffen. In kurzen Abständen setzt dazwischen immer wieder das Kehlreiben ein. Nun presst das Männchen seine Kloake gegen den Boden und setzt einen Spermatophor ab (Taf. IV, fig. 2). Unmittelbar darauf hebt es sich durch leichtes Anstemmen der Hinterbeine vom Boden ab und biegt seinen Hinterleib ruckartig auf die rechte oder linke Seite. Die Umklammerung wird beibehalten. In dieser Stellung schliessen die Hinterleiber der beiden Tiere einen spitzen bis rechten Winkel ein (Taf. V, fig. 1).

5. *Aufnahme des Spermatophors durch das Weibchen:*

Da nun der Hinterleib des Weibchens nicht mehr durch das Männchen unterlagert wird, fällt er nach unten, wobei die weibliche Kloake im Idealfall direkt auf den abgesetzten Spermatophor zu liegen kommt. Das Samenpaket wird unverzüglich von den weit gespreizten Kloakenlippen umfasst und aufgenommen.

In einem Fall beobachtete ich, dass das Männchen das etwas kleinere Weibchen durch Nackenschub leicht nach hinten drückte, so dass dessen Kloake wiederum den Spermatophor traf. Kommt der Spermatophor seitlich von der Kloake des Weibchens zu liegen, so sucht dieses, mit dem Schwanz hin und her pendelnd, einen gewissen Breitenbereich ab, bis es den Spermatophor berührt, worauf es ihn sofort mit den Kloakenlippen aufnimmt. Diese Pendelbewegungen und die Aufnahme des Spermatophors stellen den einzigen aktiven Anteil des Weibchens an der Paarung dar. Sonst verhält es sich während des ganzen Paarungsablaufes — abgesehen von Fluchtversuchen — völlig passiv.

In dieser Stellung verharren die beiden Tiere noch einige Zeit, bis das Männchen den Klammergriff löst. Dann trennen sich die Partner.

* * *

Der Spermatophor:

Der Spermatophor (Taf. V, fig. 2) stellt einen seitlich stark zusammengedrückten, 4 bis 5 mm hohen, glasklaren Gallertkegel mit komplizierter Oberflächenstruktur dar. Er entspricht einem Ausguss des männlichen Kloakenraumes. An der Spitze des Kegels sitzt als schwanzförmiger Anhang die leicht gelblich erscheinende Spermamasse. Die lang-ovale Fussplatte misst etwa 2 auf 5 mm.

In einem Fall setzte das Männchen hintereinander 3 Spermatophore ab, je in einem Abstand von etwa 10 Minuten. Das Weibchen nahm den ersten Spermatophor vollständig in den Kloakenraum auf, vom zweiten und dritten hingegen nur die Spermamasse.

Aus dieser Beobachtung lässt sich schliessen, dass der Spermatophor erst im Verlauf des Kloakenreibens gebildet wird. Diese Annahme wird durch die Sektion bestätigt. Zwei miteinander balzende Männchen sowie ein Männchen,

das eben bei einem Weibchen untergekrochen war und klammerte, zeigten bei der Eröffnung noch keinen Spermatophor, sondern lediglich mit Spermien angefüllte Samenleiter. Der Austritt der Spermien in den Kloakenraum und die Bildung des gallertigen Samenträgers erfolgen somit offenbar erst gegen Ende der Paarung.

Variabilität im Paarungsverhalten:

Bei allen beobachteten Paarungsspielen konnte ich, mit Ausnahme jenes Männchens, das 3 Spermatophoren absetzte, keine nennenswerten Unterschiede im Verhalten feststellen. Dagegen war die Dauer des gesamten Paarungsablaufes sehr verschieden. Sie richtete sich in erster Linie nach der Paarungsbereitschaft des Weibchens. In einem Fall trennten sich die beiden Partner schon nach einer Stunde, während die Paarung in einem anderen Fall erst nach vier Stunden zum Abschluss kam. Die durchschnittliche Dauer einer Paarung betrug 1½—2 Stunden, wobei Aufsteigen, Kopfreiben und Unterkriechen am meisten Zeit in Anspruch nahmen.

Vergleich mit der Paarung des Feuersalamanders:

Das Paarungsverhalten des Alpensalamanders (*Salamandra atra* Laur.) zeigt weitgehende Uebereinstimmung mit der von HIMSTEDT (1965) beschriebenen Paarung des Feuersalamanders (*Salamandra salamandra* L.). Abweichungen bestehen darin, dass der Feuersalamander offenbar die Phase 2 (Aufsteigen und Kopfreiben) nicht kennt und mit dem Kehlreiben erst nach Ablage des Spermatophors einsetzt.

Stellungnahme zu Literaturangaben:

Nachdem wir das Paarungsverhalten von *S. atra* eingehend studiert haben, ist es uns möglich, zu den sich teilweise widersprechenden Literaturangaben (vergl. S. 237-238) Stellung zu nehmen und diese zum Teil zu widerlegen.

v. SCHREIBERS (1833) verwechselte offensichtlich bei seinen Beobachtungen die Geschlechter: er hielt das obere Tier bei der eigentlichen Begattungsphase für das Männchen. Dass die Tiere in den von ihm beobachteten Fällen das Wasser aufsuchten, ist wohl nur dadurch begründet, dass seine Beobachtungen in einem engen Aquaterrarium ausgeführt wurden, wobei die Tiere zufällig ins Wasser gerieten. Dies mag auch in der Natur gelegentlich vorkommen, ist aber für das Gelingen der Paarung nicht notwendig. Nach meinen Beobachtungen sind die Tiere in ihrem ganzen Verhalten eher wasserscheu.

Die Angaben von CZERMAK (1843) und v. SIEBOLD (1857), welche aufgrund der Anatomie der männlichen Kloake auf eine direkte Spermaübertragung schliessen, sind rein spekulativ und treffen nicht zu.

Ebensowenig stimmen die Ausführungen von JACOB (1899) und KAMMERER (1907), wonach die Paarung des Alpensalamanders einen Amplexus Bauch an Bauch darstelle. Allerdings begegnete auch ich öfters Tieren, die sich Bauch an Bauch umklammert hielten. Dabei handelte es sich aber immer um zwei Männchen. Bei dem oben beschriebenen starken und wahllosen Verfolgungs- und Umklammerungstrieb der Männchen und unter Berücksichtigung der Tatsache, dass die Männchen weit lauffreudiger sind als die Weibchen, muss es relativ häufig zu solchen Männchenpaarungen kommen. Diese „homosexuellen Paarungen“, welche sich oft über Stunden hinziehen, gingen in keinem der zahlreichen Fälle über die Phase des Kopfreibens hinaus. Der untere Partner war nie gewillt, den passiven Teil eines Weibchens zu übernehmen, sondern suchte sich stets aus der Umklammerung des über ihm liegenden Männchens zu lösen, um selbst nach oben zu steigen. Bei solchen Befreiungsversuchen kam es nun oft vor, dass sich das untere Männchen im Klammergriff des oberen Männchens um die eigene Achse drehte, mit seinem Bauch gegen dessen Bauch zu liegen kam und seinerseits klammerte. Bei den von JACOB und KAMMERER beobachteten Bauch an Bauch-Lagen handelte es sich also nicht um den Akt der Spermaübertragung, sondern um rein zufällige, sich oft wiederholende Lagen im wilden Balzspiel zweier Männchen.

Aus der Schilderung von HEGENER (1933) geht hervor, dass er nicht den ganzen Begattungsakt, sondern nur einen Teil der Paarung, das Kopfreiben, beobachtet hat.

Eine Stellungnahme zu den Angaben von HARMS (1946), welcher die Paarung „übereinstimmend mit den älteren Beschreibungen“ gefunden hatte, erübrigt sich. Dagegen möchte ich noch auf die Meinung eintreten, wonach der Spermavorrat für mehrere Befruchtungen ausreiche, da auch bei trächtigen Weibchen oft die Receptacula seminis mit Spermien gefüllt seien. Dieser Aussage liegen zwei falsche Annahmen zugrunde, nämlich, dass *S. atra* 1 bis 2 Trächtigkeiten im Jahre vollende, was nicht zutrifft, und dass die Weibchen nur einmal, im Frühjahr, begattet würden. Zu der letzten Ansicht wurde HARMS wohl durch die Arbeiten von v. SIEBOLD (1858) und WIEDERSHEIM (1890) verleitet, da sich beide Autoren für eine einmalige Paarung aussprechen.

Meine Beobachtungen haben demgegenüber ergeben, dass sich die Paarungszeit in den Höhenlagen von 1000 bis 1700 m von anfangs Juni bis Mitte August erstreckt, wobei Weibchen aller Trächtigkeitsphasen, auch hochträchtige Weibchen, an der Paarung teilnehmen können. Daraus geht hervor, dass ein Weibchen nicht nur einmal begattet wird. Unter Berücksichtigung der ausgedehnten Paarungszeit und unter Vergegenwärtigung des ungestümen Paarungsverhaltens brünstiger Männchen, das sehr oft einer Vergewaltigung gleichkommt, ist anzunehmen, dass ein Weibchen mehrmals im Jahr begattet wird. Das Vorhandensein von Spermien in den Receptacula seminis trächtiger Weibchen kann

daher auch nicht als Kriterium für die Dauer ihrer Haltbarkeit angesehen werden. Diese Frage kann nur an isoliert gehaltenen Weibchen abgeklärt werden. So weit meine diesbezüglichen Beobachtungen reichen, bleiben die Spermien in den Receptacula seminis mindestens ein Jahr haltbar. Diese Beobachtung bezieht sich allerdings nur auf 5 Weibchen, welche nach der Paarung im Freiland (im Juli) in Terrarienabteilen isoliert gehalten und im Freien überwintert wurden. Bei zwei Weibchen waren im August des folgenden Jahres noch alle Spermien beweglich, zwei enthielten neben vorwiegend toten Spermien wenig lebende, ein Weibchen nur noch tote Spermien. Es ist denkbar, dass die lange Lebensfähigkeit der Spermien durch die ausgedehnte Winterpause, während welcher der Stoffwechsel auf ein Minimum gedrosselt wird, begünstigt ist.

Freilandbeobachtungen haben mir gezeigt, dass die Spermien die Winterpause gut überstehen und zur Zeit der Schneeschmelze, noch vor Beginn der neuen Paarungszeit, noch voll lebensfähig sind. Ich kann mir gut vorstellen, dass die Eier eines Teiles der Weibchen, welche zeitig im Frühjahr trächtig werden, von Spermien besamt werden, welche im Vorjahr aufgenommen wurden.

B. Das Embryonalei und die Embryotropheier

1. *Die Eizahl*

Die Zahl der in die Uteri eintretenden Eier wird in der Literatur sehr verschieden angegeben. In der Tat lassen sich von Weibchen zu Weibchen grosse Schwankungen feststellen. Die niedrigste von mir beobachtete Eizahl in einem Uterus betrug 28, die höchste 104. Die Streuung (mittlere qnadratische Abweichung) betrug $\pm 15{,}2$. Der Mittelwert liegt bei $57{,}0 \pm 3{,}7$ (Vertrauensintervall 95%) (Vergl. auch fig. 1).

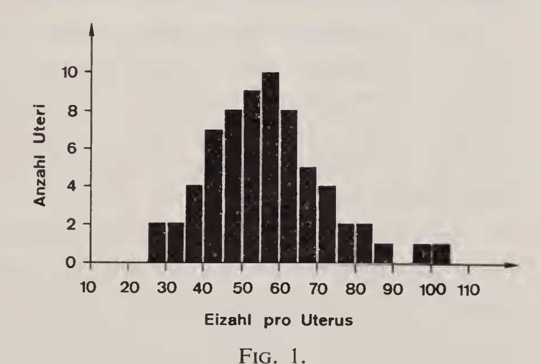


Fig. 1.

Graphische Darstellung der Eizahlen aus 66 Uteri von *Salamandra atra* Laur.

In den beiden Uteri des gleichen Weibchens variert die Eizahl jedoch nur wenig. Der durchschnittliche Unterschied lag bei acht Eiern. Nur in einem einzigen Falle zeigte sich ein krasses Missverhältnis von 56 und 28 Eiern (= Minimum s. oben).

Ein Vergleich des Uterusinhaltes verschiedener Weibchen zeigt, dass die Eizahl im allgemeinen nicht repräsentativ ist für das Gesamtvolumen des Dotter-

materials, zumal auch die Eidurchmesser grossen Schwankungen unterliegen. Neben grossen Eiern mit einem Durchmesser bis zu 3 mm gelangen auch kleinste, nur 1 mm messende Eier in die Uteri. Junge Weibchen besitzen in der Regel gleichmässiger gereifte, grosse Eier in geringerer Zahl, ältere Weibchen dagegen sehr unterschiedliche Eidurchmesser bei grosser Eizahl.

Die Angaben von v. SCHREIBERS (1833) und KAMMERER (1904), wonach beim Alpensalamander eben so viele Eier (20—30) auf einmal in jeden Uterus gelangen sollen wie beim Feuersalamander, sind nicht zutreffend. Auch die von FATIO (1872) angegebene Eizahl (10—25 pro Uterus) und die von HARMS (1946) (im Maximum 30 Eier) sind unbedingt zu niedrig.

2. *Ovulation und Eiabstieg*

In bezug auf die Ablösung der Eier und ihren Eintritt in die Eileiter beobachtete ich als jüngsten Zustand in jedem Eileiter ein Embryonalei, das bereits durch eine dicke kompakte Gallerthülle gekennzeichnet war und unmittelbar vor dem Eintritt in den dickwandigen, spindelförmigen Uterus stand. Kranialwärts, in einem Abstand von etwa 1 cm, waren die Eileiter mit zahlreichen hüllenlosen Eiern dicht vollgepfropft. Ein Teil der Eier fand sich frei in der Leibeshöhle, wenige sassen noch in den Ovarien fest.

Als nächst ältere Phase fand ich das noch ungefurchte Embryonalei im kaudalen Abschnitt des Uterus und diesen sowie den ganzen Eileiter mit reihenweise gestellten, nackten Eiern angefüllt. Die Ovarien hatten zu diesem Zeitpunkt alle Eier ausgestossen; wenige davon lagen noch frei in der Leibeshöhle.

In der nächsten Phase beginnt sich der Uterus dadurch auszuweiten, dass die Embryotropheier in diesen eintreten und zu mehreren nebeneinander zu liegen kommen. Ein voll ausgeweiteter Uterus zeigt die bekannte Gestalt des birnförmigen Eisackes, welcher im kranialen, abgerundeten Teil sich deutlich vom Eileiter abschnürt; das kaudale Ende ist leicht zugespitzt und umschliesst das Embryonalei.

WUNDERER (1910) fand in einem Fall je ein Embryonal- und Embryotrophei im kaudalen Abschnitt des Oviduktes, während die übrigen Eier zum geringen Teil in der Bauchhöhle lagen, grösstenteils aber noch in den Ovarien festsassen. Die Ablösung der Eier fand er manchmal noch nicht abgeschlossen, wenn das Embryonalei bereits die erste Furchungsteilung vollendet hatte und beobachtete zur Zeit der Vierteilung noch Eier in der Bauchhöhle. Diese Tatsachen legten ihm die Vermutung nahe, „dass die Ablösung der Ovarialeier und deren Eintritt in den Oviduct etappenweise erfolgt, wie es bei gewissen Salamandrinen, z.B. Triton, der Fall ist“ (S. 52), andererseits veranlassten sie ihn zu der Behauptung, dass ganz junge Furchungsstadien nie in einem schon ausgebildeten Uterus angetroffen würden (S. 72). Ich kann jedoch diese Befunde nicht bestätigen;

jedenfalls entsprechen die geschilderten Verhältnisse nicht dem Normalfall. In der Annahme einer etappenweisen Ovulation unterscheidet WUNDERER zwischen dem „ersten Gelege“ und den „übrigen Gelegen“, die im Gegensatz zu Triton „vielleicht bei *Salamandra atra* ohne merkliche Zwischenpausen erfolgen“. Dabei sei an die Möglichkeit zu denken, „dass die Eier der späteren Gelege sich von jenen des ersten Geleges dadurch, wenigstens zum Teil, unterscheiden könnten, dass diese infolge einer beschleunigten Ablösung ihre volle Reife nicht erlangt hätten.“

Ich habe schon erwähnt, dass die Ovarien Eier von sehr unterschiedlicher Grösse ausstossen. Es ist sicher berechtigt, die Eigrösse direkt mit dem Reifegrad in Beziehung zu setzen. Wenn ich nun WUNDERER richtig verstehe, müsste das „erste Gelege“ nur aus voll ausgereiften, grossen Eiern bestehen und als besondere Gruppe in die Eileiter und Uteri eintreten, die weniger entwickelten im Ovar zurücklassend. WUNDERER selbst gibt jedoch bei der Schilderung der frühesten Ovulationsvorgänge keine Auskunft über die Eier, die „zum geringen Teil in der Bauchhöhle liegen“, also der Eier des ersten Geleges. Aus meinen eigenen Sektionsbefunden ging hervor, dass unter den ersten Eiern, welche die Ovarien verlassen, sich auch sehr kleine, also unreife Eier vorfinden. Demnach ergibt sich auch nicht ein „teilweiser Unterschied“ zwischen dem ersten Gelege und den übrigen Gelegen im Sinne von WUNDERER. Dass gelegentlich noch Eier in der Bauchhöhle zu finden sind, wenn das Embryonalei schon im frühen Furchungsstadium steht, kann ich bestätigen. Ich fand in einzelnen Fällen im vorgerückten Furchungsstadium der Embryonaleier sogar noch Eier in den Ovarien. Es handelte sich aber in allen Fällen um eine verzögerte Ablösung einzelner Eier, welche auf krankhafte Veränderungen im Ovarialgewebe zurückzuführen war. Solche Gewebeveränderungen zystöser Natur können die Ovulation nicht nur erschweren, sondern teilweise ganz verhindern. Bei einem Weibchen, dessen Trächtigkeit im Frühjahr begonnen hatte, fand ich im Herbst in den Ovarien noch zahlreiche grössere Eier, die von starken Gewebewucherungen umschlossen und daher nicht zur Ablösung gelangt waren. Es dürfte sich bei den von WUNDERER gemachten Befunden ebenfalls um eine verspätete Ablösung einzelner Eier handeln. Umgekehrt weicht auch jener Fall, bei dem zwei Eier im Abstieg einen so deutlichen Vorsprung gegenüber den anderen Eiern aufwiesen, von der Regel ab. Mir selbst fehlen entsprechende Beobachtungen, und WUNDERER hätte bei seinem überaus reichen Material (es wurden 5846 Tiere in verschiedenen Trächtigkeitsphasen seziert) diesen Befund zumindest ein weiteres Mal bestätigt finden müssen. Bei normal verlaufender Ovulation und Eiübergabe in die Uteri können keine merklichen Intervalle festgestellt werden, womit auch nicht von verschiedenen Gelegen die Rede sein kann.

Ich bin der Ansicht, dass die Ovulation eine gesamthafte ist, d.h., die Eiablösung erfolgt in einem einzigen Schub. Dass dabei nicht alle Eier schlagartig abgelöst

werden, ist verständlich und von der mehr peripheren oder mehr zentralen Lage der Eier in den Ovarien abhängig. Die von den frühsten Ovulationsvorgängen gewonnenen Sektionsbefunde stellen Momentanzustände eines kontinuierlichen Gesamtablaufes der Ovulation dar, wobei sich das Zahlenverhältnis der Eier in Ovarien, Bauchhöhle, Ovidukten und Uteri je nach Zeitpunkt des Sektionseingriffes wandeln kann. Ferner wurde ich durch direkte Beobachtungen überzeugt, dass die Furchung der Embryonaleier erst nach und nicht vor der vollkommenen Ausbildung der Uteri einsetzt.

3. *Der Unterschied zwischen Embryonal- und Embryotropheiern*

In der Frage nach der Stellung des Embryonaleies zu den Embryotropheiern und dem Zustandekommen der bei *S. atra* einzigartigen Fortpflanzungsweise stehen sich zwei Ansichten gegenüber. CZERMAK (1843) sieht die wahrscheinlichste Erklärung für die Entstehung der eigentümlichen Entwicklungsverhältnisse im Embryonalei selbst, indem sich dieses in Beziehung seiner feinsten Struktur vor allen anderen im Eierstock befindlichen Eiern charakterisiere. Es ergäbe sich damit insofern ein prinzipieller Unterschied, als nur das Embryonalei zu einer normalen Befruchtung und Entwicklung befähigt wäre, während die Embryotropheier infolge ihrer abweichenden Struktur entweder überhaupt nicht befruchtet würden, oder es zumindest nicht zur Bildung von normalen Embryonen brächten. Die andere Ansicht, welche von mehreren Autoren geteilt und auch von CZERMAK für möglich gehalten wird, sieht den Grund für die Tatsache, dass in jedem Uterus nur ein, in seltenen Fällen zwei Eier sich entwickeln, in den dem Alpensalamander eigentümlichen Verhältnissen des Uterus; die Eier an sich seien einer normalen Befruchtung fähig und unter sich ursprünglich völlig gleichwertig, und ein Unterschied werde erst im Ovidukt selbst dadurch ausgebildet, dass im kaudalen Abschnitt Vorkehrungen getroffen seien, die nur die Befruchtung eines Eies gestatten. Gewissermassen in der Mitte steht die Ansicht von SCHWALBE und KAMMERER, welche allen Eiern einen kürzeren Entwicklungsgang zuschreibt.

Zugunsten der Annahme von CZERMAK, wonach ein Ovarialei infolge seiner besonderen Struktur zum Embryonalei prädestiniert sein soll, konnte ich keine Anhaltspunkte gewinnen. Ich betrachte die Eier in bezug auf ihr Dottermaterial als gleichwertig. Die bei der Ovulation in die Bauchhöhle ausgestossenen Eier werden, wie bei anderen Amphibien, durch temporär auftretende Streifen von Flimmerepithel kranialwärts zu den Eileitertrichtern befördert. Es mag daher dem Zufall überlassen sein, welches Ei zuerst den Zugang zu den Eileitern findet. Nicht zufällig ist dagegen, dass der Eintritt an erster Stelle für das weitere Schicksal der Eier von entscheidender Bedeutung wird. Die in ihrem ganzen Verlauf mit Flimmerepithel besetzte Wand der Eileiter enthält bis zum Uebergang in den Uterus Drüsen, welche schon wenige Tage vor der Ovulation Gallerte abzusondern

beginnen. Dadurch gewinnen die Eileiter auf der ganzen Länge ein gedunsenes Aussehen. Die Gallertproduktion ist, wie schon von VILTER (1962) festgestellt wurde, beschränkt. Sie reicht gerade aus, um das erste Ei, in seltenen Fällen die beiden ersten Eier, welche beidseitig den Eileiter passieren, mit einer dicken, kompakten Hülle zu versehen. Ein geringer Teil der nachfolgenden Eier empfängt nur noch eine sehr dünne Gallerthülle, während die übrigen Eier hüllenlos bleiben. Der Unterschied zwischen Embryonalei und Embryotropheiern kommt also im Eileiter zustande. Die Angaben von CZERMAK (1843, S. 9 u. 10), dass die Eier im Uterus ursprünglich unter sich in bezug auf die Hülle gleich seien und sich ein diesbezüglicher Unterschied erst später durch regressive Metamorphose ausbilde, wurden bereits von WUNDERER mit Recht verworfen.

Sektionsbefunde an Eileitern mit absteigenden Eiern lassen erkennen, dass sich die Eier sehr dicht gedrängt folgen, sich gegenseitig abflachen und oft in stark deformiertem Zustand aneinander vorbeischieben, so dass sie zu zweit oder gar zu dritt und viert im Eileiter nebeneinander zu liegen kommen. In diesem starken Gedränge ist die normale Ausbildung einer weiteren, dicken Eihülle wohl auch in jenen Fällen gestört, wo mehr Gallerte als üblich produziert wird. Bei Eileitern mit grosser Gallertproduktion wird daher oft ein Teil der Gallerte lediglich mitgeschoben und findet sich im ausgebildeten Uterus als Einlagerung zwischen den Embryotropheiern vor.

4. *Die Befruchtung*

Ich wende mich nun der Frage nach dem Ort der Befruchtung zu. Im Uterus wird das Embryonalei durch Muskelkontraktion der Uteruswand und durch direkten Schub der nachfolgenden Embryotropheier gegen das kaudale Ende gedrängt. Dieser von kranial nach kaudal wirkende Schub hat eine innige Berührung der Gallerthülle und deren Verkleben mit der Uteruswand zur Folge. Gleichzeitig wird vom kaudalen Pol der Eihülle ein Gallertpfropf in die Uterusmündung gepresst und diese selbst papillenartig in den Kloakenraum vorgetrieben. Die beiden Uterusmündungen nähern sich dadurch stark den beiden Oeffnungen der Receptacula seminis in der dorsalen Kloakenwand und stehen nun diesen unmittelbar im rechten Winkel gegenüber (vergl. fig. 2). Der minimale Abstand kann vom Weibchen durch eine geringe Schwanzbewegung nach ventral oder möglicherweise durch blosse Kontraktion der Kloakenwand behoben werden, so dass sich die Mündungen der Uteri und Receptacula seminis direkt berühren. Der durch den Muttermund vor-

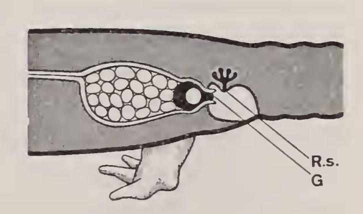


FIG. 2.

Schematischer Längsschnitt durch Uterus und Kloakenraum von *Salamandra atra* Laur.
R.s. = Receptaculum seminis, G = Gallertpfropf der Eihülle.

quellende Gallertpfropf der Eihülle dient nun den Spermien als Aufstiegsweg zu dem Embryonalei. Ich habe in zahlreichen Uteri mit frischen Eiern diesen Gallertpfropf untersucht und beobachten können, wie sich die Spermien den Weg bahnten. Deren Bewegungen waren sehr gering und langsam, was wohl auf die zähe Konsistenz der Gallerte zurückzuführen ist. In Uteri, deren Embryonaleier bereits in Furchung begriffen waren, enthielt der genannte Pfropf keine oder nur noch tote Spermien.

Nach den Angaben von v. Schreibers (1833), welcher die Befruchtung der Eier in die Eierstöcke hinauf verlegt und von Weber (1922), welcher diese in der Leibeshöhle vermutet, sowie nach den Angaben von Schwalbe (1896), Kammerer (1904) und Weber (1922), wonach alle in den Uterus gelangenden Eier befruchtet würden, war ein Nachweis von Spermien in den Uteri bzw. Eileitern und in der Leibeshöhle zu erwarten. Zu diesem Zwecke wurden bei zahlreichen Weibchen, deren Ovarien kurz vor der Ovulation standen, die leeren Uteri und Eileiter mittels einer Injektionsspritze mit Wasser gründlich durchgespült und die wiedergewonnene Flüssigkeit sorgfältig nach Spermien untersucht. Der Befund war ausnahmslos negativ. Dasselbe traf auch für Weibchen zu, deren Eileiter schon mit absteigenden Eiern angefüllt waren.

Diese Feststellung und der Nachweis von Spermien in dem von der Hülle des Embryonaleies in die Uterusmündung vorquellenden Gallertpfropfes brachten mich zu der Ueberzeugung, dass die Spermien erst nach dem Eintritt der Eier in den Uterus in diesen aufsteigen. Ferner sehe ich mich zu der Behauptung veranlasst, dass der Aufstieg der Spermien erst nach Ausbildung des genannten Gallertpfropfes erfolgt und allein durch diesen ermöglicht wird. In einigen Fällen begegnete ich nämlich Uteri, von deren frischen Eiern keines mit einer Gallerthülle versehen war und bei denen auch kein Gallertpfropf in der Uterusmündung zur Ausbildung gelangte. Sowohl durch das Bespülen der Eier und nachträgliche Untersuchung des Spülwassers als auch durch die Anfertigung von gefärbten Ausstrichpräparaten und Schnittserien der Eier liessen sich keine Spermien und keine Eientwicklung nachweisen.

Von verschiedenen Autoren wurde in der Literatur darauf hingewiesen, dass das Embryonalei nicht ausschliesslich das unterste, der Uterusmündung zunächst liegende Ei sei. Diese Angabe kann ich bestätigen, denn ich fand ebenfalls in zahlreichen Uteri dem Embryonalei einige Embryotropheier vorgelagert. In einem Fall lag das Embryonalei gar im kranialen Abschnitt des Uterus. Ich kann aber mit Sicherheit sagen, dass es sich hierbei um sekundäre Verlagerungen der Embryonaleier handelt, zumal stets ein verflüssigter Gallertpfropf im Muttermund die ursprüngliche, kaudale Lage verriet. Da sich mit zunehmender Entwicklung des Embryonaleies dessen Hülle von aussen nach innen verflüssigt, ist es sehr wohl möglich, dass bei einer Kontraktion des kaudalen, zugespitzten Uterusabschnittes die aufgeweichte Gallerte dem Ei zur Gleitfläche wird, wodurch es

sich nach kranial verlagert. Es ist denn auch bezeichnend, dass solche Verlagerungen stets ältere Eier betreffen, die bereits im vorgerückten Furchungsstadium stehen oder schon Embryonen enthalten.

5. *Die Zahl der befruchteten Eier*

In bezug auf die Anzahl der befruchteten Eier und deren Entwicklung stehen sich in der Literatur zwei Ansichten gegenüber:

a) Alle oder ein Teil der in den Uterus gelangenden Eier werden befruchtet und entwickeln sich bis zu einem gewissen Grade, aber alle bis auf eines gehen früher oder später zugrunde.

b) Nur ein Ei, das Embryonalei, wird befruchtet und entwickelt sich, während die übrigen Eier unbefruchtet bleiben.

Um dieses Problem zu klären, schien mir die Wiederholung des von KAMMERER (1904) durchgeführten Versuches A, Seite 189, wünschenswert und vielversprechend. KAMMERER brachte „befruchtete" Eier aus Ovidukten und Uteri von *S. atra* in physiologische Kochsalzlösung. Es gelang ihm, die Eier in dieser Flüssigkeit „bis zu zwölf Tagen so zu erhalten, dass die Furchung ihren Fortgang nahm". Die mehrmalige Nachprüfung dieses Experimentes entsprach aber keineswegs den Erwartungen. Alle Embryotropheier blieben unentwickelt. Auch die Verwendung von Kochsalzlösungen verschiedener Konzentration (0,9—0,5 %) sowie von Wasser (Dest.-, Leitungs- und Teichwasser) brachten keinen Erfolg. Ich sehe mich daher veranlasst, die Angaben von KAMMERER als unrichtig zu bezeichnen. Ich bezweifle dessen Resultate um so mehr, als er von beibehaltener Furchung „während zwölf Tagen" spricht. Zu diesem Zeitpunkt hätten nämlich die Embryotropheier — wie mir parallele Beobachtungen an Embryonaleiern bewiesen — zumindest das Schwanzknospenstadium erreichen müssen. KAMMERER sagt jedoch selbst: „Der Versuch ergab aber insofern ein negatives Resultat, als ich die Eier nicht zur Bildung von Embryonen bringen konnte" (S. 190).

Zur weiteren Abklärung der Eientwicklung fixierte ich frische Embryotropheier aus Uteri, deren Embryonaleier noch nicht oder schon in Entwicklung (Furchungs-, Schwanzknospenstadien) standen und zerlegte sie in Schnitte von 5—7 μ Dicke. Keine der gefärbten Schnittserien liess aber auch nur die geringste Entwicklung an Embryotropheiern feststellen. Entgegen den Angaben von WEBER (1922), der in einem Uterus alle Eier stark polysperm fand, konnte ich auch keine Spermien nachweisen.

Ich komme daher zu dem Schluss, dass im Normalfall pro Uterus nur ein Ei, das Embryonalei, befruchtet wird, während die Embryotropheier unbefruchtet bleiben.

Bei Weibchen, deren Ovidukte reichlich Gallerte abgesondert hatten, kam es gelegentlich vor, dass auch Eier, welche mit einer dünnen Hülle versehen wurden, befruchtet waren. Diese Eier hatten sich aber in den beobachteten Fällen nur bis zum Zwei- oder Vierzellstadium, in einem einzigen Fall bis zum Achtzellstadium gefurcht und waren auf dieser Entwicklungsstufe abgestorben.

6. *Versuche zur künstlichen Besamung*

Die oben geschilderten Experimente hatten in dieser Form noch keine Aussagekraft über die Entwicklungs fähigkeit der Embryotropheier. Ich suchte daher in der künstlichen Besamung eine Möglichkeit, die Embryotropheier zur Entwicklung zu bringen. Zu diesem Zwecke wurden frische Eier aus Uteri und Ovidukten entnommen und in Glasschalen mit Kochsalzlösungen verschiedener Konzentration sowie in Wasser übertragen. Den Medien wurden lebende Spermien aus den Vasa deferentia von Alpensalamandermännchen beigegeben.

Auch diese oft wiederholten Versuche blieben in bezug auf die Entwicklung der Embryotropheier durchwegs erfolglos.

Alle Embryotropheier waren — wie schon bei den Versuchen ohne künstliche Besamung — nach wenigen Stunden abgestorben, was sich durch einen deutlichen Farbunterschied zwischen animalem und vegetativem Bereich offenbarte. Während frische, d.h. lebende Eier gleichmässig gelblichweiss gefärbt sind, zeigen abgestorbene Eier einen weissen animalen und einen schmutziggelben vegetativen Anteil. Diese farbliche Trennung, welche zusätzlich durch eine leichte, meridionale Einschnürung verdeutlicht wird, verläuft etwas oberhalb des Eiäquators.

Die Versuche der künstlichen Besamung haben bewiesen, dass die Embryotropheier nicht entwicklungsfähig sind. Dass dafür nicht nur der hohe Muskeldruck verantwortlich ist, welcher die Dottermembran beim Abstieg durch die Ovidukte schon zum Teil beschädigen kann, geht daraus hervor, dass sich auch Eier, die noch frei in der Leibeshöhle lagen, nicht künstlich besamen liessen.

Erfolgreich verlief die künstliche Besamung nur bei Embryonaleiern. Als geeignetstes Medium erwies sich 0,7%ige Kochsalzlösung. Die Embryonaleier wurden mitsamt der Gallerthülle, welche übrigens schon im Ovidukt und Uterus aufquillt und nicht erst im Wasser, wie bei anderen Amphibieneiern, dem Medium übergeben. Es gelang mir im Frühjahr 1968, künstlich besamte Embryonaleier einmal bis zur Morula, zweimal bis zur Blastula, dreimal bis zur Gastrula und zweimal bis zur Neurula aufzuziehen. In allen Fällen führe ich das frühe Absterben der Eier auf das ungenügende Auswechseln der Kochsalzlösung und die zu hohe Raumtemperatur (20—22° C) zurück. Drei Embryonaleier liessen sich, bei täglich zweimaligem Wechsel des Mediums, bis in das späte Schwanzknospenstadium aufziehen. Leider starben die Embryonen am fünften Tag

während meiner Abwesenheit; sie hatten bis zu diesem Zeitpunkt eine Länge von 9 mm erreicht.

Es sei hier noch vermerkt, dass die völlig pigmentfreien Eier keine Spermaeinschläge erkennen lassen wie z.B. bei Triturus.

Etwa eine halbe Stunde nach der Zugabe der Spermien begann sich zwischen Dotterkugel und Eihülle ein mit Flüssigkeit erfüllter Raum zu bilden, wohl ein Zeichen, dass die Befruchtung vollzogen war.

Es wurde oben erwähnt, dass gelegentlich auch Eier mit dünner Gallerthülle befruchtet werden, jedoch sehr früh absterben. Eine entsprechende Beobachtung machte ich auch an zwei Eiern mit dünner Gallerthülle bei der künstlichen Besamung. Ihre Entwicklung stellte sich nach dem Zwei-, bzw. Vierzellstadium ein. Während sich bei Embryonaleiern mit dicker Gallerthülle nach der Befruchtung zwischen der Dotterkugel und der Eihülle ein Flüssigkeitsraum bildet, der sich im Verlaufe der Furchung beträchtlich ausweitet, lassen Eier mit dünner Hülle denselben vermissen. Dadurch wird wohl ein zu grosser Druck auf das sich furchende Ei ausgeübt, was den frühen Tod zur Folge hat.

Aufgrund der gemachten Beobachtungen bei den Versuchen zur künstlichen Besamung und bei der Sektion ist anzunehmen, dass die normale Eientwicklung vom Ausbildungsgrad der Eihülle abhängig ist. Eier mit dünner Gallerthülle bleiben, sofern sie befruchtet wurden, auf einem sehr frühen Furchungsstadium stehen und zerfallen wie die hüllenlosen Eier zu Nahrungsdotter.

C. Die Zeit der Trächtigkeitsaufnahme und die Trächtigkeitsdauer

1. *Die Zeit der Trächtigkeitsaufnahme*

Um den Anfang der Zeit der Trächtigkeitsaufnahme von *Salamandra atra* festzustellen, sammelte und sezierte ich in den Jahren 1967 und 1968 zur Zeit der Schneeschmelze Tiere aus verschiedenen Höhenlagen.

Im Mai fand ich in 1000, 1400 und 1700 m Höhe in beiden Jahren nur Weibchen mit leeren Uteri und reifen Ovarialeiern und solche mit Larven des SCHWALBE'schen Entwicklungsstadiums II oder III, dagegen keine Weibchen mit Larven des Stadiums I.

Im Jahre 1967 wiesen Weibchen aus dem Urnerboden (1400 und 1700 m) und des Grosser Runs (1000 m) zum ersten Mal anfangs Juni frische Eier in den Uteri auf. Im Jahre 1968 ovulierten Weibchen dieser drei Höhenlagen erstmals Mitte Juni, in Linthal (650 m) schon Mitte Mai.

In der Folge wurden an den genannten Standorten laufend neue Tiere gesammelt und seziert. Dabei zeigte sich im Jahre 1967, dass in den Höhenlagen von 1000, 1400 und 1700 m die Zahl der neu trächtig werdenden Weibchen bis Ende Juni wieder auf den Nullpunkt absank. Im Jahre 1968 erstreckte sich die

Trächtigkeitsaufnahme in diesen Höhen von Mitte bis Ende Juni, auf 650 m Höhe von Mitte Mai bis Ende Juni. In allen vier Höhenlagen wurden nach den genannten Zeitabschnitten keine Weibchen mehr trächtig.

Auffallend ist das verspätete Einsetzen der Fortpflanzung im Jahre 1968 gegenüber dem Jahre 1967 und die dadurch bedingte Verkürzung der Zeit der Trächtigkeitsaufnahme in den höheren Lagen. Diese Erscheinung lässt sich auf die starken Schneefälle des Winters 1967/68 und die dadurch verlängerte Zeit der Schneeschmelze zurückführen. Das frühere Einsetzen der Fortpflanzungszeit in 650 m Höhe im Vergleich zu höheren Standorten erklärt sich zwangslos durch die günstigeren klimatischen Bedingungen in tiefen Lagen.

Anhand der gefundenen Resultate kann ich die Angaben WUNDERERS, wonach beim Alpensalamander die Trächtigkeitsaufnahme zeitlich stark beschränkt ist, bestätigen. Sie ist nach meinen Beobachtungen in den Höhen von 1000 m bis 1700 m an den Monat Juni gebunden und erstreckt sich auf 650 m Höhe von Mitte Mai bis Ende Juni.

2. *Die Trächtigkeitsdauer*

Nachdem Anfang und Dauer der Trächtigkeitsaufnahme festgelegt waren, konnte anhand der Grössenzunahme und des Entwicklungszustandes der Larven auch deren Alter bestimmt und der gesamte Entwicklungsablauf bis zur Geburt verfolgt werden. Dabei ergaben sich die folgenden Befunde:

Die Larven durchlaufen in 1000, 1400 und 1700 m Höhe in sieben bis acht, in 650 m Höhe in sechs bis sieben Wochen das SCHWALBE'sche Entwicklungsstadium I und messen beim Verlassen der Eihülle, d.h. beim Uebertritt in das Entwicklungsstadium II, 11 bis 12 mm. Die Mundöffnung ist zur Zeit des Schlüpfens noch nicht durchgebrochen, die Kiemen sind als grob verzweigte, 2 mm lange Stämmchen entwickelt. Die stumpfkegelförmigen Vorderbeinanlagen messen ½ bis 3/4 mm, während die Hinterbeine noch nicht angelegt sind; diese erscheinen als kleine Papillen erst dann, wenn die Vorderbeine schon zweistrahlig sind. Die Pigmentierung beschränkt sich auf den dorsalen Bereich der Larve.

In der ersten Woche nach dem Verlassen der Eihülle bricht die Mundöffnung durch. Im Bereich des Schwanzes bildet sich ein breiter Flossensaum, wie er sich bei den frei im Wasser lebenden Larven des Feuersalamanders und der Molche findet. Die Embryotropheier, die bis anhin noch zum grössten Teil erhalten, wenn auch stark verunstaltet sind, werden durch die lebhaften Bewegungen der Larve im Uterus zerstört und fliessen unter diesem mechanischen Einfluss zu einer gemeinsamen Dottermasse zusammen, die der Larve als Nahrung dient.

Die Sektionsbefunde liessen erkennen, dass die Larvenentwicklung in den verschiedenen Höhenlagen verschieden lange dauert.

a) *Die Larvenentwicklung in 1400 und 1700 m Höhe*

In 140C und 1700 m Höhe erreichen die Larven im ersten Jahre ihrer Entwicklung eine mittlere Länge von 23 bis 25 mm. Da sich die Alpensalamander Ende September infolge des zu dieser Jahreszeit in jenen Höhenlagen schon sehr unwirtlichen Wetters zur Winterruhe in den Boden zurückziehen, darf wohl angenommen werden, dass das Wachstum der Larven ab Mitte Oktober eingestellt und erst im folgenden Jahr, nach der Schneeschmelze, wieder aufgenommen wird. Diese Annahme wird gestützt durch die Tatsache, dass eine Larvengruppe mit annähernd gleichem Mittelmass und gleichem Entwicklungsgrad auch im Frühjahr, zur Zeit der Schneeschmelze, angetroffen wird.

Die Alpensalamander erreichen somit in 1400 und 1700 m Höhe im ersten Jahre ihrer Entwicklung eine mittlere Länge von 23 bis 25 mm. Zu dieser Zeit sind die Vorderextremitäten dreistrahlig, die Hinterextremitäten als kleine Stümpfchen angelegt. Die Kiemen haben sich zu fein verzweigten Aestchen entwickelt; der oberste bzw. hinterste Kiemenast reicht in seiner Länge bis zur Schwanzwurzel. Der Uterus strotzt von Dotterbrei.

Ein Vergleich der Sektionsbefunde an verschiedenen Weibchen im Herbst zeigt, dass neben den Larven des laufenden Jahres noch zwei andere Larvengruppen anzutreffen sind, die sich bezüglich ihres Entwicklungsgrades sowohl untereinander als auch von der Larvengruppe des laufenden Jahres deutlich unterscheiden. Die Larven der einen Gruppe weisen im Herbst eine mittlere Länge von 35 bis 36 mm auf. Ihr Körper ist, mit Ausnahme des Bauches, welcher schmutziggelb bis hellbraun erscheint, braungrau bis dunkelgrau pigmentiert. Vorder- und Hinterextremitäten sind vierstrahlig, die Kiemen mächtig entwickelt. Die Dottermasse ist schon fast oder ganz aufgefressen, wodurch diese Larven dick und plump erscheinen. Ich nenne den Larvenzustand das späte Stadium II, sofern noch wenig Dotterbrei im Uterus vorhanden ist und das frühe Stadium III, wenn der Dotter eben ganz aufgefressen wurde.

Die andere Gruppe, welche sich im Herbst neben den Larven des laufenden Jahres vorfindet, weist eine mittlere Länge von 44 bis 45 mm auf. Diese Larven sind vollkommen schwarz pigmentiert und besitzen voll entwickelte, gelenkige Extremitäten. Im Vergleich zu den Larven des späten Stadiums II oder frühen Stadiums III erscheinen sie bedeutend schlanker, da die vollständig aufgezehrte Dottermasse bereits verdaut wurde. Der Uterus steuert durch Ausscheidung eines Sekretes zur Ernährung der Larve bei. Die noch voll entfalteten Kiemen haben in dieser Phase nicht nur respiratorische, sondern ohne Zweifel auch nutritive Funktion. Ich nenne diesen Larvenzustand das späte SCHWALBE'sche Stadium III.

Es ist völlig ausgeschlossen, dass die drei genannten Larvengruppen ihre Entwicklung in der gleichen Fortpflanzungsperiode, d.h. im gleichen Jahr, begonnen haben. Der sehr unterschiedliche Entwicklungsgrad lässt vielmehr den

Schluss zu, dass diese drei Gruppen drei verschiedenen Jahrgängen entsprechen. Die Larven der ersten Gruppe stammen aus dem laufenden Jahr, die der zweiten Gruppe aus dem letzten und jene der dritten Gruppe aus dem vorletzten Jahr.

Im Frühjahr, vor Beginn der neuen Fortpflanzungsperiode, tragen die

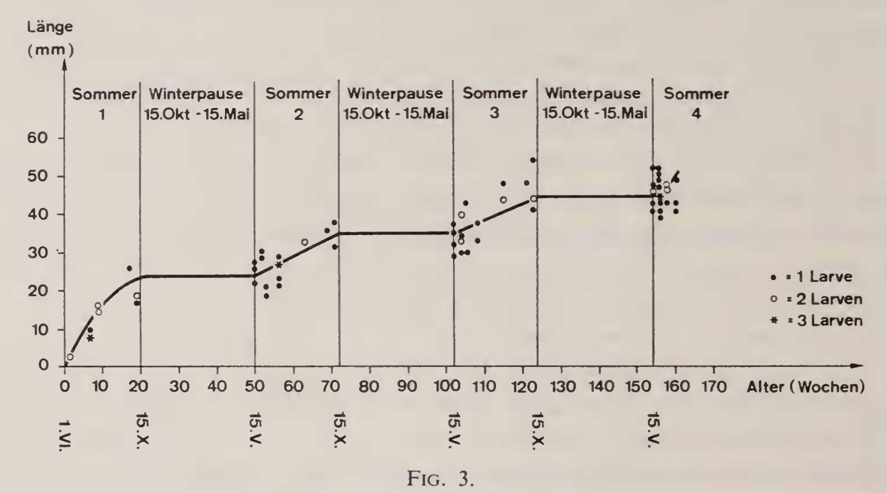


FIG. 3.

Graphische Darstellung des dreijährigen Larven-Wachstums von *Salamandra atra* Laur. in 1400 m Höhe.

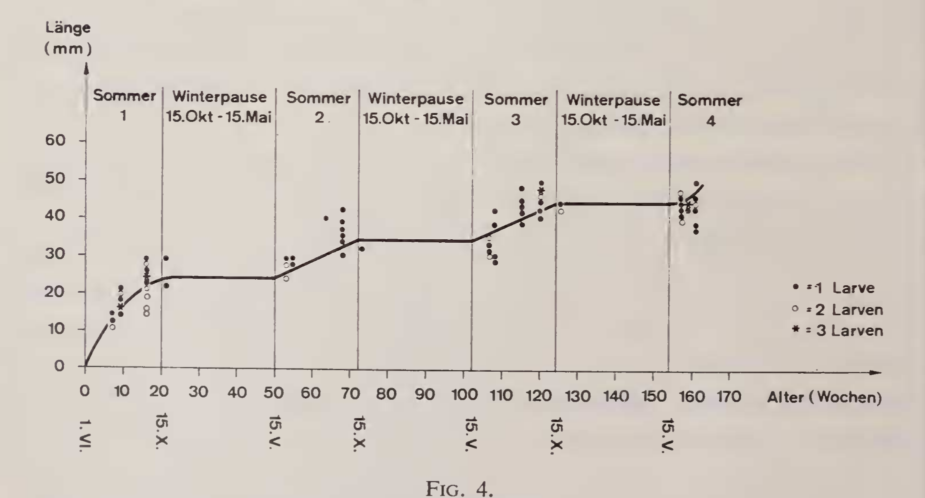


FIG. 4.

Graphische Darstellung des dreijährigen Larven-Wachstums von *Salamandra atra* Laur. in 1700 m Höhe.

Weibchen, wie am Anfang dieses Kapitels dargelegt wurde, Larven des Stadiums II und III. Die Befunde decken sich also mit denjenigen im Herbst. Auch die im Frühjahr gefundenen Larven gehören somit drei verschiedenen Jahrgängen an. Ein Teil der Larven aus der zweiten Gruppe befindet sich noch im späten Stadium II, während die anderen Larven dieser Gruppe bereits vor der Winterpause in das frühe Stadium III übergetreten sind. Der mittlere Jahrgang vertritt also sowohl das SCHWALBE'sche Stadium II als auch das Stadium III. Diese Feststellung führt nun zu der Unterteilung in ein spätes Stadium II und frühes Stadium III. Die blosse Bezeichnung des Larvenzustandes als Stadium II und III im Sinne von SCHWALBE entscheidet nämlich nur über das Vorhandensein oder Nichtvorhandensein von Dotter im Uterus, sagt dagegen nichts aus über Alter und Entwicklungsgrad der Larven.

Die Larven des späten Stadiums III werden im Juni und Juli geboren; sie erreichen bis zur Geburt eine mittlere Länge von 52,0 mm in 1400 m und 50,0 mm in 1700 m Höhe. Da ihre Geburt zu einer Zeit stattfindet, wo die Fortpflanzungsperiode für eine neue Larvengeneration eingesetzt hat oder schon abgeschlossen ist, tritt zu den Larven des Stadiums II und III noch das Entwicklungsstadium I hinzu, so dass vorübergehend, im Juni und Juli, vier Larvengenerationen nebeneinander angetroffen werden. Die Tafeln VI und VII zeigen anhand von Sektionsbefunden die wichtigsten Phasen der intrauterinen Entwicklung. In Taf. VIII, fig. 1 sind die durch Sektion gewonnenen Entwicklungsstadien zusammengestellt. Das Wachstum der Larven ist in fig. 3 und 4 graphisch dargestellt.

Aus den gemachten Beobachtungen ergibt sich die wichtige Tatsache, dass die Jungen der Alpensalamander in 1400 und 1700 m Höhe zu Beginn des vierten Trächtigkeitsjahres zur Welt kommen. Der Alpensalamander besitzt somit in der Höhenlage von 1400 bis 1700 m eine d r e i j ä h r i g e Tragzeit.

b) *Die Larvenentwicklung in 650 m und 1000 m Höhe*

In 650 und 1000 m Höhe verläuft die Entwicklung bedeutend rascher. Die Larven erreichen im ersten Trächtigkeitsjahr eine mittlere Länge von 38 mm in 650 m und 27 mm in 1000 m Höhe. Zu dieser Zeit sind die Vorderextremitäten bereits vierstrahlig, die Hinterextremitäten drei- oder vierstrahlig bei den Larven in 650 m Höhe und zwei- oder dreistrahlig bei jenen in 1000 m Höhe. Der Uebergang vom SCHWALBE'schen Stadium II zum Stadium III erfolgt im Frühjahr des zweiten Jahres, ab Mitte Mai bis anfangs Juni in 650 m und Ende Mai bis Ende Juni in 1000 m Höhe. Zur gleichen Zeit werden auch die Hinterextremitäten fünfstrahlig. Im Sommer des zweiten Entwicklungsjahres nimmt die Pigmentierung rasch zu, die Larven werden dunkelgrau und zeigen im Herbst die schwarze Farbe, die für das späte Stadium III kennzeichnend ist. Die Larven erreichen im zweiten Jahre ihrer Entwicklung eine mittlere Länge von 50 mm in 650 m und 45 mm in 1000 m Höhe. Die Geburt erfolgt

im dritten Jahre der Trächtigkeit, in 650 m Höhe von Ende Mai bis Ende Juli, in 1000 m Höhe von Ende Mai bis anfangs August, wobei die Mehrzahl der Geburten in beiden Höhenlagen in die zweite Hälfte des Juni und erste Hälfte des Juli fällt. Die Jungen erreichen bis zur Geburt eine mittlere Länge von 51 mm, bzw. 52 mm. Taf. VIII, fig. 2 zeigt die Entwicklungsstadien von Salamanderlarven tiefer Standorte. Die Wachstumskurven sind aus fig. 5 und 6 ersichtlich.

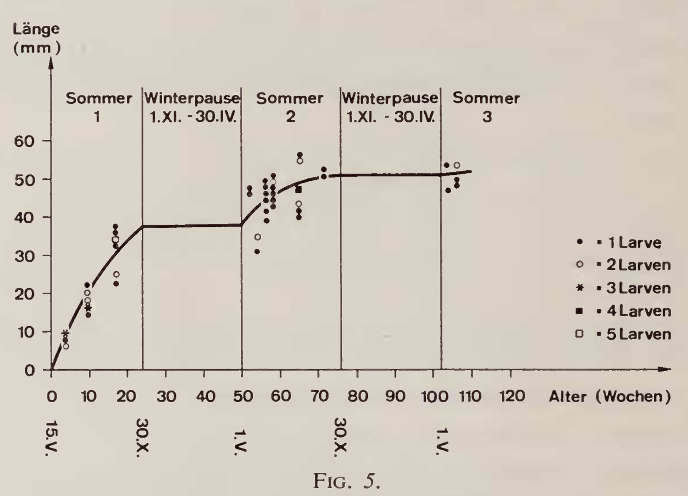


FIG. 5.

Graphische Darstellung des zweijährigen Larven-Wachstums von *Salamandra atra* Laur. in 650 m Höhe.

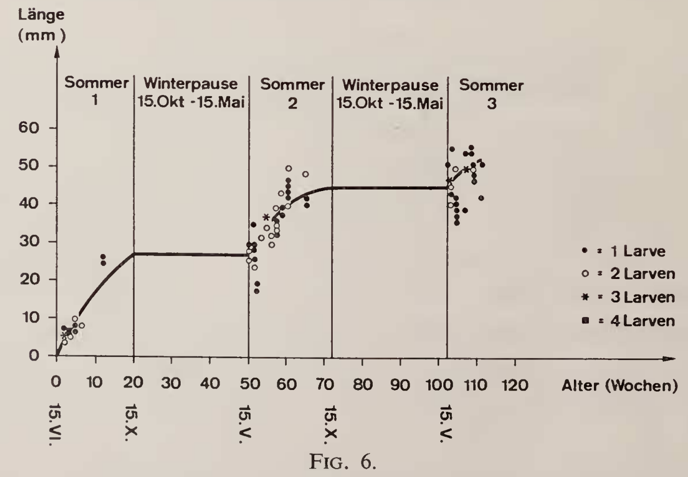


FIG. 6.

Graphische Darstellung des zweijährigen Larven-Wachstums von *Salamandra atra* Laur. in 1000 m Höhe.

Der Alpensalamander bringt somit in tiefen Standorten seine Jungen im dritten Jahre der Trächtigkeit zur Welt; er besitzt in der Höhenlage von 650 bis 1000 m eine zweijährige Tragzeit.

Für die Annahme, dass ausnahmsweise Weibchen der höheren Regionen ihre Jungen schon im Spätsommer des dritten und Weibchen tiefer Standorte im Spätsommer des zweiten Trächtigkeitsjahres zur Welt bringen können, sprechen folgende Befunde:

Bei je einem Weibchen aus 1400 und 1700 m Höhe fand ich im August den einen Uterus leer, gross und schlaff; das betreffende Junge war offenbar kurz vorher geboren worden. Der andere Uterus enthielt bei beiden Weibchen je eine Larve des späten Stadiums III, deren Flossensaum und Kiemen Spuren der Reduktion aufwiesen. Ich schliesse nicht aus, dass diese beiden Larven ihre Metamorphose nicht mehr im laufenden Jahr beendet und im Uterus überwintert hätten.

Zwei Weibchen, von denen eines in 1000 m, das andere in 1400 m Höhe gefangen wurde, trugen Mitte Mai, d.h. vor Beginn der neuen Fortpflanzungsperiode, eine Larve des späten Stadiums III, deren Flossensaum vollständig resorbiert war. Die Kiemen der einen Larve waren schon stark zurückgebildet. Der andere Uterus dieser beiden Weibchen war leer und stark kontrahiert; ich vermute, dass das Junge des nichtträchtigen Uterus im Herbst des Vorjahres frühzeitig geboren worden war.

Wunderer (1910) nimmt nur für einen Teil der Weibchen aus der Alpenregion eine dreijährige Tragzeit an. Der Grund hierfür liegt wohl darin, dass der Autor, wie er selber sagt (S. 38), die Larven des Stadiums III nicht weiter untersucht hatte. Er hatte daher auch nicht zwischen dem frühen und späten Stadium III unterschieden und den für die Altersbestimmung wichtigen Entwicklungsgrad der Larven im Stadium III nicht berücksichtigt.

c) *Die Lage der Larven im Uterus*

Die Larven nehmen im Uterus zwei Lagen ein: Kopflage oder Steisslage. Larven des Stadiums II haben eine recht grosse Bewegungsfreiheit, da sie einerseits noch relativ klein sind, während andererseits die Uteruswand noch nicht die Grenzen ihrer Dehnungsfähigkeit erreicht hat. Sie können sich also bald in Kopflage, bald in Steisslage drehen und wenden.

Nach dem Eintritt in das Stadium III erreichen die Larven bald eine Grösse, welche eine Lageveränderung im Mutterleib aus Platzgründen kaum oder nicht mehr erlaubt. Sehr selten wechseln Larven von weniger als 45 mm Gesamtlänge während der Sektion noch die Lage, was aber nur dadurch möglich wird, dass bei der Eröffnung der mütterlichen Bauchdecke der Druck auf die Eingeweide wegfällt, wodurch auch die Uteri mehr Raum gewinnen.

Die Larven des späten Stadiums III (45 und mehr Millimeter Gesamtlänge)

werden allein schon durch die stark überdehnte Uteruswand in ihrer Lage fixiert, können also auch in einem herauspräparierten Uterus keine Drehung mehr vollziehen.

Aus diesen Beobachtungen geht hervor, dass die Larven vom mittleren Stadium III an im Uterus eine feste Lage einnehmen, welche durch Raummangel in der Leibeshöhle der Mutter und infolge der engen Umhüllung durch die Uteruswand bedingt ist. Ein zuverlässiges Bild über die Häufigkeit von Kopf- und Steisslagen kann daher nur anhand von Larven des mittleren und späten Stadiums III gewonnen werden, während Sektionsbefunde an Uteri mit Larven des Stadiums II und frühen Stadiums III nur Momentanzustände zeigen.

Die folgenden Angaben über die Lageverhältnisse beziehen sich deshalb nur auf Larven von 40 und mehr Millimeter Gesamtlänge: In 143 Uteri fand ich 73mal die Larve in Kopflage, 70mal in Steisslage. Von zehn Uteri mit je zwei Larven zeigten drei die eine Larve in Kopf-, die andere in Steisslage, sechs beide Larven in Kopflage und ein Uterus beide Larven in Steisslage.

Diese Angaben zeigen, dass es bei den Larven von *Salamandra atra* offenbar keine bevorzugte Lage gibt. Die Behauptung von SCHWALBE (1896) und HIRZEL (1909), wonach die Kopflage „die bei weitem häufigere" sei, kann ich nicht bestätigen.

Auch innerhalb des gleichen Muttertieres ist die Lage der Larven im linken und rechten Uterus verschieden. Von 53 Weibchen, welche beidseitig eine Larve des mittleren oder späten Stadiums III trugen, zeigten 27 die eine Larve in Kopf-, die andere in Steisslage, zwölf beide Larven in Kopflage und vierzehn beide Larven in Steisslage.

Es konnte keine Beziehung zwischen der Lage der Larven und deren Wachstum festgestellt werden. Bald war die Larve in Kopflage, bald jene in Steisslage etwas grösser oder kleiner, was auch für Uteri mit zwei Larven zutrifft.

Die Tatsache, dass die Lage der Larven vom mittleren Stadium III an nicht mehr verändert werden kann, hat zur Folge, dass die Jungen auch entsprechend in Kopf- oder Steisslage zur Welt kommen müssen.

Gegen das Ende der Schwangerschaft ist die Uteruswand ausserordentlich gedehnt und dünn. Von einer durch aktive Muskelkraft des Uterus erfolgenden Ausstossung der Jungen kann daher, wie schon WIEDERSHEIM (1890, S. 475) bemerkte, nicht die Rede sein. Die Jungen müssen sich also bei der Geburt den Weg selber bahnen. Diese Aussage wird gestützt durch die Beobachtung einer Steissgeburt bei einem Weibchen, das ich eben dem Tötungsgals entnommen hatte und sezieren wollte. Im Kloakenspalt des Muttertieres erschien die Schwanzspitze eines jungen Alpensalamanders. Dieser schob sich durch schlängelnde Körperbewegungen und indem er zuerst die Hinterbeine, dann die Vorderbeine nach vorne gegen die mütterliche Kloake stemmte, allmählich rückwärts aus dem Muttertier heraus. Der ganze Geburtsvorgang dauerte, unterbrochen von einigen

Erholungspausen, 19 Minuten und erfolgte ohne jegliche Hilfe. Unmittelbar nach der Geburt wurde das Weibchen seziert; der Uterus war völlig überdehnt und schlaff.

Unter natürlichen Bedingungen dürfte die Geburt rascher ablaufen und das Junge seitens der Mutter, durch Kontraktionen der Bauchmuskulatur, eventuell auch schlängelnde Körperbewegungen, eine gewisse Unterstützung erfahren.

d) *Zur Atmung und Ernährung der Larven im Uterus*

Die Kiemen der Alpensalamanderlarve sind zweifellos eines ihrer wichtigsten Organe. Sie dienen sowohl der Atmung als auch der Ernährung der Larve. Ihre enorme Entfaltung muss als Anpassung an das intrauterine Leben gewertet werden.

Die Kiemenlänge nimmt im Verlauf des Larvenwachstums konstant zu und erreicht beim Uebertritt der Larven in das SCHWALBE'sche Stadium III das Maximum von 15—20 mm. Die Kiemen sind also zu diesem Zeitpunkt etwa halb so lang wie die Larve selbst. Selten erreichen sie eine Länge bis zu 23 mm. Die Kiemen behalten dann während des ganzen Stadiums III ihre Länge bei und werden nach meinen Beobachtungen zwei bis drei Wochen vor der Geburt rasch und vollständig zurückgebildet.

Nach WIEDERSHEIM (1890, S. 477) sind dem Eibrei aus der Uteruswand ausgetretene, in immer kleinere Kügelchen zerfallende rote Blutkörperchen beigemengt („Bluteibrei"), welche als Sauerstoffträger für die Respiration dienen sollen. Diesen Befund kann ich, in Uebereinstimmung mit SCHWALBE (1896), nicht bestätigen. Ein Blutextravasat konnte auch im Stadium III nicht festgestellt werden; die Uteruskapillaren bleiben auch in dieser Phase intakt. Es ist auch gar nicht denkbar, dass Fragmente von roten Blutkörperchen noch Sauerstoff zu den Kiemen transportieren könnten.

Der Sauerstoff wird vielmehr direkt aus der reich durchbluteten Uteruswand entnommen, indem sich die Kiemen dieser eng anschmiegen. Es ist durchaus denkbar, dass auch der sehr dünne Flossensaum des Schwanzes respiratorische Funktion ausübt.

In der Ernährung lassen sich zwei verschiedene Formen unterscheiden: die Nahrungsaufnahme durch den Mund und durch die Kiemen.

Wie schon mehrmals erwähnt wurde, wird im Stadium II der im Uterus vorhandene Dotterbrei von den Larven direkt verschluckt. Im frühen Stadium III zehren die Larven noch von der im Darm gestapelten Dottermasse und wachsen bis zur vollständigen Resorption derselben durch die Darmzotten auf 40—42 mm Gesamtlänge heran. Da die Larven aber bis zur Geburt noch etwa 1 cm wachsen, müssen nach dem vollständigen Verbrauch des Dotters auch andere Ernährungsbedingungen eintreten.

In dieser letzten Wachstumsphase sezerniert der Uterus eine klare, eiweissreiche, leicht klebrige Flüssigkeit (nach VILTER 1964 glykoproteinhaltig), welche einen Ersatz für den Dotterbrei liefert. Dieses Sekret wird von den Kiemen resorbiert.

Inwieweit die Kiemen schon im Stadium II nutritive Funktion ausüben, lässt sich schwer beurteilen. Es ist aber möglich, dass sie gelöste Nährstoffe aus dem Dotterbrei aufnehmen. Eine Aufnahme von festen Dotterbestandteilen wurde jedoch nie beobachtet.

Die Kiemen von *Salamandra atra*, welche sowohl der Atmung als auch der Ernährung dienen, lassen sich in physiologischer Hinsicht sehr wohl mit Chorionzotten vergleichen. Durch das Anlegen der Kiemenblätter an die Uteruswand kommt wohl eine ebensogrosse Austauschfläche zustande, wie dies z.B. bei der *Semiplacenta cotyledonata* der Widerkäuer der Fall ist.

e) *Die Eientwicklung und ihre Beziehung zur Trächtigkeit*

Anhand der Sektionsbefunde habe ich auch die Eientwicklung und ihre Beziehung zur Trächtigkeit studiert. Diese Beobachtungen sind insofern von Bedeutung, als sie Auskunft geben über die Zeit, welche zwischen der Geburt der Jungen und der neuen Trächtigkeitsaufnahme verstreicht und damit auch eine genaue Datierung des gesamten Entwicklungszyklus ermöglichen.

In den Höhenlagen von 1400 und 1700 m setzt die Eireifung in den Ovarien der Weibchen im August und September des dritten Trächtigkeitsjahres ein. Sie beschränkt sich zuerst auf einen geringen Teil der Ovarialeier, indem sich diese schmutziggelb verfärben und an Grösse zunehmen, während die übrigen Eier noch als kleine weisse Kügelchen sichtbar sind und erst allmählich in den Reifungsprozess mit einbezogen werden. Zur Zeit der Geburt der Jungen, im Juni und Juli des vierten Jahres, weisen die Ovarien der Weibchen in 1400 m Höhe neben vielen kleinen und mittelgrossen Eiern teilweise grössere Eier auf, die aber noch nicht den vollen Reifegrad erreicht haben. Die Ovarien der Weibchen in 1700 m Höhe sind bei der Geburt der Jungen durchwegs weniger weit entwickelt. Sie enthalten vorwiegend noch weisse Follikel und kleine gelbe Dotterkügelchen, während ein Teil der Eier bestenfalls die mittlere Grösse erreicht hat. Für Weibchen der Alpenregion, welche gebären, ist es daher ausgeschlossen, dass sie im gleichen Jahr wieder trächtig werden, auch wenn die Geburt der Jungen unmittelbar vor oder während der neuen Fortpflanzungsperiode erfolgt. Die Eireifung nimmt nach der Geburt ihren Fortgang, und die Eier erreichen bis zum Herbst ihre volle Grösse. Die Ovulation findet in der Fortpflanzungsperiode des folgenden, d.h. des fünften Jahres statt. Die Weibchen des Alpensalamanders benötigen somit zur Vollendung eines Entwicklungszyklus vier Jahre, d.h. sie gebären nur alle vier Jahre je zwei Junge (vergl. auch fig. 7).

An tiefen Standorten (650 und 1000 m) setzt die Eireifung schon im Juni, bzw. im Juli des zweiten Trächtigkeitsjahres ein. Die Ovarien der Weibchen in 1000 m Höhe enthalten zur Zeit der Geburt ihrer Jungen kleine und mittelgrosse und vereinzelt grössere Eier, jene der Weibchen aus 650 m Höhe mittelgrosse und grosse neben wenig kleinen Eiern. Die Ovulation erfolgt im Frühjahr des vierten Jahres, womit der Entwicklungszyklus in dieser Höhenlage nur drei Jahre umfasst (vergl. auch fig. 7).

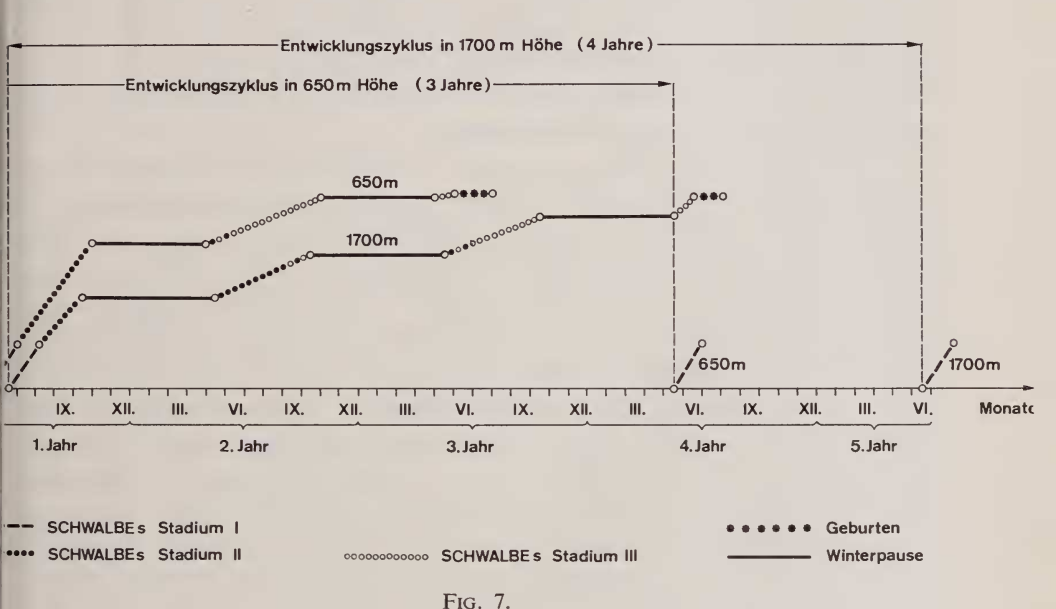


FIG. 7.

Schematische Darstellung des Entwicklungszyklus von *Salamandra atra* Laur. in der Subalpin- und Alpinregion.

Für jene Weibchen aus tiefen Standorten, die ausnahmsweise schon im Spätsommer des zweiten Trächtigkeitsjahres gebären, wäre ein zwei Jahre dauernder Entwicklungszyklus denkbar. Dagegen erachte ich einen einjährigen Zyklus oder gar mehrere Entwicklungszyklen und damit mehrere Trächtigkeiten in einem Jahr als ausgeschlossen. Die Angabe KAMMERERS (1904, S. 246), wonach „unter natürlichen Bedingungen gehaltene Alpensalamander beweisen", dass das Weibchen zwei Trächtigkeitsperioden im Jahre vollende, erscheint nach meinen eigenen Untersuchungen völlig ausgeschlossen.

Bei WUNDERER (1910, S. 42) finde ich bezüglich der Eireifung folgende Angaben: „Mir ist es aufgefallen, dass die Ovarien von Salamanderweibchen,

welche nahezu geburtsreife Embryonen in sich trugen, in der Alpenregion meistens viel weiter entwickelt waren als in tiefern Standorten. Diese Beobachtung gibt zur Vermutung Veranlassung, dass durch den Beginn der Wachstumsvorgänge im Ovarium vor der Geburt der Embryonen vielleicht wenigstens einigermassen die in der Alpenregion bestehende Verzögerung in der Entwicklung ausgeglichen wird.“

Diese Angaben kann ich nicht bestätigen. Die grössten Ovarialeier zur Zeit der Geburt der Jungen fand ich bei Weibchen tiefer Standorte. Ferner ist zu sagen, dass die in der Alpenregion bestehende Verzögerung in der Larvenentwicklung auch dann nicht ausgeglichen würde, wenn die Ovarien der gebärenden Weibchen tatsächlich schon grosse Eier enthielten. Die Geburt der Jungen erfolgt in der Alpenregion nämlich grösstenteils während oder nach der Fortpflanzungsperiode, so dass eine neue Trächtigkeitsaufnahme dennoch erst in der Fortpflanzungsperiode des folgenden Jahres zustande käme.

V. und A. Vilter (1960) war bei der Untersuchung der Gelbkörper in den Ovarien von *S. atra* die „brüske Eireifung“ gegen das Ende der Trächtigkeit bei einem Teil der Weibchen aufgefallen. Die Autoren glauben nicht, dass diese Erscheinung auf das Verschwinden der Gelbkörper und die Aufhebung ihrer hemmenden Wirkung auf die Eireifung gegen das Ende der Trächtigkeit zurückzuführen sei. Sie sind vielmehr der Ansicht, dass die hemmende Wirkung der Gelbkörper bis zur Geburt anhalte, dass aber die Ovogenese in gravidis (Original gesperrt gedruckt), obwohl gehemmt, so doch sehr langsam voranschreite. „Dans le cas d'une gestation relativement courte, les conditions climatiques étant favorables à l'individu, cette croissance n'aura pas le temps de se faire sentir: la femelle arrivera à l'époque de l'accouchement avec des ovocytes de petite taille. Toute autre sera la situation chez une femelle dont la gestation aura été étalée sur une période très longue: l'ovogénèse, même ralentie, se faisant, l'accroissement des ovocytes sera sensible.“

Meine Sektionsbefunde stehen im Widerspruch zu dieser Erklärung; denn Weibchen aus tiefen Standorten mit relativ kurzer Tragzeit (zwei Jahre) zeigen zur Zeit der Geburt ihrer Jungen weit grössere Eier als Weibchen höherer Lagen mit dreijähriger Tragzeit. Da die Autoren Tiere aus 1100 m (Plan sur Bex) und 1300—1500 m Höhe (Pont du Nant) sammelten, dürften jene Weibchen, die kurz vor der Geburt relativ grosse Eier in den Ovarien enthielten, aus 1100 m Höhe stammen, wo die Tragzeit nach meiner Beobachtung zwei Jahre beträgt und der ovarielle Zyklus einen anderen Grundrhythmus aufweist als in höheren Lagen.

In einer weiteren Arbeit (1964) haben V. und A. Vilter an 178 Weibchen, welche in 1360 bis 1900 m Höhe gesammelt wurden, also an Weibchen mit dreijähriger Tragzeit, nachgewiesen, dass die Gelbkörper während zwei Jahre an Grösse und Zahl mehr oder weniger konstant erhalten bleiben und im dritten Jahr, gegen das Ende der Schwangerschaft, eine starke Reduktion erfahren. Ein

Vergleich mit meinen makroskopischen Befunden an Ovarien von Weibchen aus 1400 und 1700 m Höhe zeigt, dass die Eireifung im August bzw. September des dritten Trächtigkeitsjahres wieder einsetzt, also zu einer Zeit, wo die Gelbkörper bereits in Rückbildung begriffen sind. Es scheint mir nun, entgegen der Ansicht der Autoren VILTER, durchaus denkbar, dass diese Erscheinung auf die Reduktion und damit die allmähliche Aufhebung der hemmenden Wirkung der Gelbkörper zurückzuführen ist. Wenn meine Annahme richtig ist, müssten mikroskopische Untersuchungen zeigen, dass bei Weibchen tiefer Standorte, deren Tragzeit nur zwei Jahre beträgt und deren Eier schon im Juni und Juli des zweiten Trächtigkeitsjahres wieder zu reifen beginnen, die Gelbkörper bereits nach dem ersten Trächtigkeitsjahr eine starke Reduktion erfahren.

Aus den gefundenen Resultaten bezüglich der Trächtigkeitsdauer geht hervor, dass der Nachwuchs von *Salamandra atra*, wie dies schon WUNDERER richtig erkannte, weit geringer ist, als von früheren Autoren bisher angenommen wurde. In der Alpenregion wird jährlich nur etwa ein Viertel, in der Subalpinregion ein Drittel der Weibchen neu trächtig. Dass der Alpensalamander dennoch stellenweise in recht grosser Zahl anzutreffen ist, dürfte wohl verschiedene Gründe haben, wie z.B. das hohe Alter, die ausgesprochene Brutpflege in Form der intrauterinen Entwicklung sowie der Besitz eines äusserst wirksamen Hautgiftes, dessen Toxizität von GESSNER (1943) einer eingehenden Prüfung unterzogen wurde und das die Feinde fast vollständig von ihm abhält. In der Zeit, während welcher ich mich mit dem Alpensalamander beschäftigt habe, ist mir ein einziger Feind dieses Tieres bekannt geworden, der Kolkrabe. Diese Vögel überfallen nach nächtlichen Regenfällen die Alpensalamander im Freien, schlitzen den von Giftdrüsen freien Bauch oder den Kehlboden mit starken Schnabelhieben auf und reissen die Eingeweide heraus, um sie zu fressen. Im Urnerboden erfahren die Alpensalamander durch die Kolkraben eine gewisse Dezimierung, während mir entsprechende Beobachtungen aus anderen, ebenfalls von Kolkraben besiedelten Gebieten fehlen.

Dank der Loslösung von der amphibischen Lebenweise ist *Salamandra atra* nicht auf Laichgewässer angewiesen wie die anderen einheimischen Amphibien, die durch den Menschen leider in zunehmendem Masse ihres Lebensraumes beraubt werden. Dieser Umstand mag wohl wesentlich dazu beitragen, dass der Alpensalamander kaum von der Ausrottung durch den Menschen bedroht ist.

D. ANOMALIEN DER FORTPFLANZUNG

In meinem Material fand ich zahlreiche und mannigfaltige Abweichungen von der Normalentwicklung.

A) *Anomalien der Ovarien und der ableitenden Geschlechtswege*

1. Bei drei Weibchen fand ich in den Ovarien einzelne Eier, die mit zahlreichen dunkelbraunen Flecken gezeichnet waren. Es handelte sich dabei um sklerotisierte Dotterkörner. Einige Eier waren total braun und hart. Gelegentlich fand ich bei der Sektion solche Dottergranula auch im Dotterbrei der Uteri.
2. Bei fünf Weibchen zeigten die beiden Ovarien oedematische Veränderungen. Die Follikel bzw. die reifenden Eier lagen als kleine weisse Kügelchen und hellgelbe Dotterkugeln weit voneinander getrennt im völlig durchsichtigen Gewebe. Solche krankhafte Gewebewucherungen verhindern zum Teil offensichtlich den Eisprung.
3. Bei einem Weibchen wies das rechte Ovar nur einen Drittel der Länge des linken auf. Im übrigen zeigte es aber eine normale Ausbildung und enthielt gleichmässig gereifte Eier.
4. Bei einem 122 mm langen Weibchen waren die Ovarien gar nicht zur Entwicklung gelangt. Die Eileiter und Uteri waren von normaler Länge, aber im Vergleich zu gut entwickelten Eischläuchen sehr dünn.
5. Bei einem Weibchen mündete der linke Eileiter in den unteren Drittel des rechten Eileiters und mit diesem in den rechten Uterus, welcher eine 51 mm lange Larve des Stadiums III enthielt. Der linke Uterus fehlte vollkommen. Ovarien und Nieren waren paarig und normal entwickelt.

B) *Anomalien des Uterusinhaltes*

1. *Beginn der Trächtigkeit in den beiden Uteri in verschiedenen Jahren.*

Bei zahlreichen Weibchen hatten die beiden Uteri ihre Trächtigkeit offensichtlich in verschiedenen Fortpflanzungsperioden, d.h. in verschiedenen Jahren, aufgenommen. Die beobachteten Fälle dieses Anomalietyps erschienen in den folgenden vier Varianten:

a) *Beide Uteri enthielten eine Larve von verschiedenem Entwicklungsgrad.*

Bei einem Weibchen fand ich in dem einen Uterus eine Larve des späten Stadiums III im anderen Uterus eine Larve des späten Stadiums II. In diesem Fall betrug der Altersunterschied der beiden Larven und damit die zeitliche Differenz in der Trächtigkeitsaufnahme der beiden Uteri ein Jahr.

Ueber eine entsprechende Beobachtung berichtete schon WUNDERER (1910), indem er einmal den Embryo des einen Uterus im Stadium II, den

des anderen im Entwicklungsstadium I vorfand (S. 43). v. SCHREIBERS (1833, S. 531) fand „nicht selten", dass das eine Junge schon nahezu geburtsreif war, während das andere noch lange Kiemen besass und von der Dottermasse eingehüllt war. Aehnliche Angaben macht CZERMAK (1843, S. 9), fand er doch „wenigstens 10—12mal" in einem Uterus einen beinahe vollkommen entwickelten Embryo, während der andere einen kaum der Eihülle entschlüpften trug.

Bei den von beiden Autoren beobachteten Fällen dürfte es sich um eine zeitliche Verschiebung in der Trächtigkeitsaufnahme der beiden Uteri handeln. Da jedoch beide Autoren für *Salamandra atra* mehrere Trächtigkeitsperioden im Jahr annahmen, schätzten sie den Altersunterschied der Larven nur auf einen Bruchteil eines Jahres. Die fehlende Kenntnis von der langen Trächtigkeit des Alpensalamanders und das Fehlen von Messdaten der Entwicklungsstadien in beiden Arbeiten lassen die Beschreibung der Larven als „nahezu geburtsreif" oder „beinahe vollkommen entwickelt" und „kaum der Eihülle entschlüpft" als wenig aussagekräftig erscheinen.

b) *Der eine Uterus enthielt eine Larve des frühen Stadiums III, der andere Uterus dagegen alte oder frische Eier.*

Bei einem Weibchen, das in 1400 m Höhe gesammelt wurde, enthielt der rechte Uterus eine 34 mm lange Larve des frühen Stadiums III, der linke Uterus 53 stark deformierte, aber deutlich voneinander abgrenzbare, harte Eier sowie wenig zähen Dotterbrei von zerfallenen Eiern. Das Embryonalei war unentwickelt, die Dotterkugel trüb und abgeflacht, die Eihülle zähflüssig. Da dieses Muttertier im Frühjahr vor Beginn der neuen Fortpflanzungsperiode getötet wurde, konnte mit Sicherheit angenommen werden, dass diese Eier nicht aus dem laufenden, sondern aus dem vergangenen Jahr stammten. Es ergibt sich somit für diesen Fall ein einjähriger Altersunterschied der beiden Uterusinhalte.

Ein anderes Weibchen aus der gleichen Höhenlage enthielt im Juni im linken Uterus eine 35 mm lange Larve des frühen Stadiums III, im rechten Uterus frische Eier. Die Zeitdifferenz in der Trächtigkeitsaufnahme beider Uteri betrug hier zwei Jahre.

Bei zwei Weibchen aus der subalpinen Stufe fand ich im Juni in dem einen Uterus eine Larve des frühen Stadiums III, also eine Larve, die ihre Entwicklung im Vorjahre begonnen hatte. Der andere Uterus enthielt frische Eier, wobei das Embryonalei in einem dieser Uteri fehlte. In diesen beiden Fällen betrug die Zeitdifferenz in der Trächtigkeitsaufnahme beider Uteri ein Jahr.

c) *Der eine Uterus war leer; die starke Ueberdehnung und Schlaffheit der Uteruswand liess auf eine Geburt vor kurzer Zeit schliessen; der andere*

Uterus enthielt eine Larve, die ihrem Entwicklungsgrad entsprechend nicht mehr im selben Jahr geboren worden wäre, und deren Entwicklung unmöglich im gleichen Jahr begonnen haben konnte wie das bereits geborene Jungtier.

Diese Anomalie fand ich bei zwei Weibchen, welche anfangs August getötet wurden. Das eine Weibchen stammte aus 1700 m Höhe und enthielt im trächtigen Uterus eine Larve des frühen Stadiums III. Das andere Weibchen stammte aus 650 m Höhe und trug eine 17 mm lange Larve des laufenden Jahres im Stadium II. Die Zeitdifferenz in der Trächtigkeitsaufnahme der Uteri betrug für beide Fälle zwei Jahre.

d) *Der eine Uterus trug eine oder zwei Larven des Stadiums III, bzw. II, der andere war leer, spindelförmig und dickwandig, besass also die Gestalt, wie sie sich vor einer neuen Trächtigkeit zeigt oder lange nach einer erfolgten Geburt wieder einstellt.*

Von fünf Weibchen, die in 1700 m Höhe gesammelt und im September, bzw. Oktober seziert wurden, enthielt der trächtige Uterus zweimal eine und einmal zwei Larven des späten Stadiums III, sowie je einmal eine Larve des späten Stadiums II und frühen Stadiums III.

Von zwei Weibchen aus der subalpinen Stufe trug eines im Juli eine Larve des frühen Stadiums III, das andere im September eine Larve des Stadiums II vom laufenden Jahr.

Obwohl in diesen sieben Fällen ganz offensichtlich eine Zeitdifferenz in der Trächtigkeitsaufnahme der beiden Uteri besteht, möchte ich mich nicht auf eine genaue Datierung derselben festlegen, da ich nicht mit Bestimmtheit sagen kann, ob diese Weibchen im Vorjahr oder schon früher einseitig gebaren, oder ob diese leeren Uteri überhaupt keine Eier empfangen hatten.

Welches sind nun die Ursachen, die dazu führen, dass die beiden Uteri eines Weibchens zu verschiedenen Fortpflanzungsperioden trächtig werden?

Die Erklärung von v. SCHREIBERS (1833) für die von ihm beobachteten Fälle, welche ich dem zur Diskussion stehenden Anomalietyp zuordne, erscheint mir nicht stichhaltig. Er glaubt nämlich, die Verschiedenheit im Entwicklungsgrad werde „durch das spätere zufällige Absterben oder verhinderte Entwickeln des ursprünglich vorgereiften Eyes in den frühern Stadien der Evolution und durch das Eintreten eines andern, minder vorgerückten an dessen Stelle, veranlasst" (S. 531). Wir haben aber schon früher gesehen, dass nur Embryonaleier entwicklungsfähig sind; bei einem Entwicklungsausfall kann daher kein Embryotrophei an dessen Stelle rücken. Ein Embryonalei könnte bestenfalls in jenen Fällen durch ein anderes Embryonalei ersetzt werden, wo ein Uterus zwei Embryonaleier empfangen hatte, wobei aber kein so ausgeprägter Entwicklungsunterschied auftreten würde, wie aus der Beschreibung von v. SCHREIBERS zu entnehmen ist.

Ebensowenig kann ich mich den Ausführungen CZERMAKS (1843) anschliessen. Der Autor macht für die von ihm beobachteten Fälle einen einseitigen Abortus verantwortlich und fährt fort: „Da der Consensus zwischen Uterus und Ovarium erwiesen ist, so werden wir sehr leicht erklären, wie dieser zweite kleine Embryo entstanden sey. Ich meine, dass bey der aufhörenden Verrichtung des Uterus der einen Seite, durch Statt gefundene Ausscheidung des Embryo, die Thätigkeit des Eyerstockes wieder sich hervorhob, und auf diese Weise eine neue Einsaat geschah" (S. 9). Dass gelegentlich ein einseitiger Abortus zu dieser Anomalie führen kann, ist denkbar. Dagegen bestreite ich die Erklärung für die Entstehungsweise dieses „zweiten, kleinen Embryo". Ich fand nämlich bei keiner der von mir beobachteten Anomalien, auch nicht bei den übrigen Weibchen, ein ungleichzeitiges Reifen der Follikel in beiden Ovarien, sondern immer beide Ovarien im gleichen Entwicklungszustand. Die Uteri können, wie wir gesehen haben, wohl zu verschiedenen Jahren, d.h. unabhängig voneinander, trächtig werden, die Ovarien funktionieren dagegen stets miteinander. Es besteht daher auch kein strenger Consensus zwischen Uterus und Ovar der gleichen Seite. Bei einem eventuellen Abortus oder durch andere Ursachen bedingte Entwicklungsausfälle kann daher der betroffene Uterus frühestens zu Beginn der nächsten Fortpflanzungsperiode trächtig werden, wobei aber beide Ovarien ovulieren. Es ist mir aufgefallen, dass in solchen Fällen in den Ovarien nur etwa halb so viele Eier als üblich heranreifen, so dass der eine, neu trächtig werdende Uterus etwa gleich viele Eier empfängt wie im Normalfall.

WUNDERER (1910) fand unter 5846 Weibchen ein einziges Mal ein ungleichzeitiges Heranreifen der beiden Ovarien und taxierte diese Erscheinung mit Recht als Anomalie der Ovarien. Dass die Abnormität in diesem Fall auch eine Anomalie des Uterusinhaltes zur Folge hatte, ist zwingend.

Als Ursache für die zeitliche Verschiebung in der Trächtigkeitsaufnahme kommen in Frage:

— Das Fehlen eines Embryonaleies infolge mangelnder Ausbildung der für die Entwicklung erforderlichen Gallerthülle. Eine entsprechende Beobachtung habe ich schon oben erwähnt und werde weitere solche Fälle bei der Besprechung anderer Anomalien noch anfügen.

— Sekundäre Verlagerung des Embryonaleies vor erfolgter Befruchtung, so dass die Spermien das Embryonalei nicht mehr erreichen können.

— Einseitige Zuteilung der Eier in einen Uterus. WUNDERER (1910) führt einen derartigen Fall an. Der eine Uterus enthielt einen Embryo des laufenden Jahres; die Dottermasse dieses Uterus war im Vergleich zum normalen Befund nahezu verdoppelt. Im anderen Uterus war nur trübe Flüssigkeit vorhanden. Beide Ovarien zeigten aber im gleichen Masse Spuren der Ovulation. Die einseitige Zuteilung der Eier könnte vielleicht die Folge ungleichzeitiger Geburt gleichaltriger

Larven sein. Unter der Richtigkeit der Annahme, dass Weibchen tiefer Standorte wenigstens ausnahmsweise im Jahr der Niederkunft wieder ovulieren, wäre denkbar, dass nach der frühzeitigen Geburt der einen Larve im Herbst die Ovulation in der neuen Fortpflanzungsperiode des folgenden Jahres zu einer Zeit stattfindet, wo der andere Uterus noch trächtig ist.

— Absterben des Embryonaleies auf einer frühen Entwicklungsstufe.

— Absterben einer Larve in einem späten Entwicklungsstadium, so dass diese, infolge der durch ihre Grösse entstandene Ueberdehnung der Uteruswand, nicht mehr aktiv vom Muttertier ausgestossen werden kann. Entsprechende Beobachtungen habe ich gemacht. In vier Uteri fand ich eine, in einem Uterus zwei grosse Larven, die schon stark verwest waren, einmal gar nur noch Knochenreste einer offensichtlich grösseren Larve.

— Einseitiger Abortus. Diese Möglichkeit halte ich anhand meiner Befunde allerdings für wenig wahrscheinlich, da abgestorbene Larven offensichtlich zurückbehalten werden. Dasselbe trifft auch für den Inhalt jener Uteri zu, die kein Embryonalei empfangen hatten oder deren Embryonalei aus einem bestimmten Grunde sich nicht normal entwickelt hatte. In solchen Fällen sind die Eier nach einem Jahr noch deutlich voneinander abgrenzbar oder teilweise zu einem zähflüssigen Dotterbrei verschmolzen vorzufinden, während sie im zweiten Jahr nach der Ovulation nur noch einen durch Wasserentzug klein und hart gewordenen Dotterpfropf bilden. Obwohl solche Dotterpfropfe in den Uteri eine mehr zentrale Lage einnehmen und bei einer neuen Eiablösung wahrscheinlich vom Embryonalei umgangen werden können, muss doch damit gerechnet werden, dass dem Embryonalei der Weg zum kaudalen Uterusabschnitt verwehrt werden kann, was eine weitere zeitliche Verschiebung in der Trächtigkeitsaufnahme zur Folge hätte. Diese Beobachtungen drängen die Vermutung auf, dass die Weibchen von *Salamandra atra* nicht in der Lage sind, fehlentwickelte Uterusinhalte aktiv auszustossen.

Interessant ist die Tatsache, dass Weibchen, deren Uteri in verschiedenen Jahren trächtig werden, die Eireife bis zur Ovulation innerhalb eines oder innerhalb von zwei Jahren abschliessen können, während im Normalfall der ovarielle Zyklus drei Jahre auf 650 m und 1000 m Höhe und vier Jahre auf 1400 m und 1700 m Höhe umfasst.

2. *Grössenunterschiede gleichaltriger Larven und ungleichzeitige Geburt gleichaltriger Jungtiere.*

Bei zahlreichen Weibchen hatten die beiden Larven ihre Entwicklung offensichtlich zur gleichen Fortpflanzungsperiode begonnen, zeigten aber einen beträchtlichen Grössenunterschied, oder der eine Uterus war leer, der andere enthielt eine Larve des späten Stadiums III, die Zeichen der bevorstehenden Metamorphose aufwies.

a) *Grössenunterschiede bei gleichaltrigen Larven eines Muttertieres.*

Diese Variante beobachtete ich bei 25 Weibchen, bei denen die Grösse der beiden Larven Differenzen von wenigstens 4 mm aufwies:

Drei Weibchen trugen Larven des mittleren Stadiums II und ein Weibchen Larven des frühen Stadiums II vom laufenden Jahr. Die Grössenunterschiede zwischen den beiden Larven des gleichen Muttertieres betrugen je 4, 5, 6 und 7 mm.

Zehn Weibchen trugen Larven des frühen Stadiums III, wobei der Grössenunterschied dreimal 4 mm, je zweimal 5 und 6 mm, sowie je einmal 8, 9 und 13 mm betrug.

Bei fünf Weibchen standen die Larven im mittleren Stadium III und zeigten dreimal 4 mm und je einmal 6 und 12 mm Grössenunterschied.

Die restlichen sechs Weibchen trugen Larven des späten Stadiums III, deren Grössenunterschied zweimal 4 mm, einmal 5 mm, zweimal 8 mm und einmal 10 mm betrug.

b) *Ungleichzeitige Geburt gleichaltriger Jungtiere.*

Ungleichzeitige Geburten von Jungtieren, die ihre Entwicklung zur selben Fortpflanzungsperiode begonnen hatten, fand ich in 13 Fällen:

Neun Weibchen, welche im Mai und Juni getötet wurden, besassen einen leeren, grossen, schlaffen Uterus, dessen Jungtier kürzlich geboren worden war, während der andere Uterus eine und zweimal zwei Larven des späten Stadiums III enthielt. Der stark oder ganz resorbierte Flossensaum des Schwanzes und die teilweise resorbierten Kiemen liessen auf das bevorstehende Ende der Metamorphose schliessen. Diese Larven wären mit Sicherheit im Verlaufe einiger Tage oder weniger Wochen geboren worden.

Zwei Weibchen aus 1400 m und 1700 m Höhe zeigten im August einen leeren, schlaffen Uterus, während der andere Uterus eine Larve des späten Stadiums III trug, deren Flossensaum schon stark resorbiert war. Die Kiemen wiesen erst an den äussersten Spitzen Zeichen der Reduktion auf und massen noch 12, bzw. 11 mm. Ich schliesse in diesen beiden Fällen die Möglichkeit nicht aus, dass die Kiemenreduktion nicht mehr vor der Winterpause abgeschlossen worden und die Geburt dieser beiden Larven erst im folgenden Frühjar erfolgt wäre.

Die restlichen beiden Weibchen wurden im Mai getötet und enthielten im trächtigen Uterus eine Larve des späten Stadiums III, davon eine mit stark reduzierten Kiemen. Der nichtträchtige Uterus war klein und stark kontrahiert. Ich vermute, dass das eine Junge dieser Weibchen im Herbst des Vorjahres frühzeitig geboren worden war.

WUNDERER (1910) ist der Ansicht, dass die Differenz in der Grösse gleichaltriger Larven erst im Laufe und vorwiegend gegen das Ende der Entwicklung zustandekomme, während er eine solche für das Stadium I ausschliesst. Dabei vermutet er die folgenden zwei Möglichkeiten:

1. grössere Eier, welche vielleicht auch zu grösseren und kräftigeren Embryonen heranwachsen.
2. ein ungleiches Nahrungsmaterial, da bedeutende Differenzen in der Zahl der in den Uteri befindlichen Embryotropheier nicht selten seien (S. 44).

Während ich die Ansicht in bezug auf den zweiten Punkt teile, steht die erste Vermutung an sich schon im Widerspruch zu der Behauptung, dass sich Grössendifferenzen erst im Laufe der späteren Entwicklung herausbilden sollten. Da WUNDERER unter kleinen Eiern solche mit weniger Dottermaterial, d.h. Embryonaleier mit kleiner Dotterkugel versteht, müssten diese auch kleinere Embryonen bilden und damit auch schon zu einer Grössendifferenz im Stadium I führen. Obwohl ich nie einen Unterschied im Durchmesser der Dotterkugeln der Embryonaleier eines Weibchens gefunden habe, möchte ich doch diese Möglichkeit nicht ausschliessen. Allerdings ist zu erwarten, dass sich die Grössendifferenz der Larven, welche auf diese Ursache zurückzuführen wäre, nach dem Uebertritt in das Stadium II, d.h. in die Phase der aktiven Nahrungsaufnahme, wieder ausgleichen könnte.

Dass Unterschiede in der Grösse zweier Larven eines Muttertieres, entgegen der Behauptung von WUNDERER, schon im Stadium I auftreten, habe ich in einigen Fällen beobachtet. Da die Embryonen in diesem Stadium noch klein sind, ist auch ein vorhandener Grössenunterschied entsprechend gering und ohne Messung leicht zu übersehen. Immer fand ich einen Grössenunterschied in jenen Fällen, wo ein Uterus zwei Embryonaleier empfangen hatte. Das zweite Embryonalei besass infolge der beschränkten Gallertproduktion der Eileiter stets eine etwas geringer ausgebildete Gallerthülle und war daher etwa 1 mm kleiner als das an erster Stelle abgestiegene Embryonalei. Wenn ich nun in der Folge von einem kleineren und grösseren Embryonalei spreche, so beziehe ich die Dimensionen auf den Gesamtdurchmesser des Eies und nicht wie WUNDERER auf den Durchmesser der Dotterkugel, den ich in allen Fällen gleich fand. Die Sektionsbefunde zeigten deutlich, dass sich aus kleineren Embryonaleiern kleinere Larven entwickeln. Der Grund hierfür liegt darin, dass sich bei kleineren Eiern nach der Befruchtung der Flüssigkeitsraum zwischen Dotterkugel und Eihülle nur gering ausbildet, während sich die Hülle der grossen Embryonaleier bedeutend stärker ausweitet. Die geringe Dehnungsfähigkeit der Hülle von kleinen Embryonaleiern führt schon sehr früh zu einem Raummangel für die sich entwickelnde Larve, indem sich diese nicht strecken kann, in eine enge Krümmung gezwängt und offensichtlich im Wachstum behindert wird. Dass eine zu enge Gallerthülle gar

zu Missbildungen der Larve führen kann, werde ich später genauer erörtern. Bis die beiden Larven eines Uterus schlüpfreif geworden sind, kann sich schon ein Grössenunterschied von 2 bis 3 mm herausgebildet haben.

Bezeichnend ist nun ferner, dass die Hüllen kleinerer Eier dem Verflüssigungsprozess länger standhalten als die Hüllen grösserer Embryonaleier. Das hat zur Folge, dass die eine Larve noch in der Eihülle eingeschlossen bleibt, wenn der Partner des gleichen Uterus schon ausgeschlüpft ist und aktiv Nahrung aufnimmt. Dadurch ergibt sich abermals ein Wachstumsvorsprung der grösseren Larve, der wohl von der kleineren kaum mehr aufgeholt werden kann.

Bei Larven des Stadiums II liess sich sehr schön feststellen, dass ein ungleich rasches Aufzehren des Nahrungsdotters das Wachstum beinflusst. So fand ich nicht selten in dem einen Uterus eine etwas grössere, dick vollgefressene Larve und wenig Dotterbrei, im anderen Uterus eine etwas kleinere, schlankere Larve und mehr Dottermaterial. Gelegentlich hatte die eine Larve allen Dotterbrei aufgefressen und war ins frühe Stadium III übergetreten, während die andere, etwas kleinere Larve noch über einen geringen Dottervorrat verfügte. Ich glaube aber, dass in diesen Fällen mit ungleich raschem Aufzehren des Dotters aber gleichem Dotterangebot die kleinere Larve ihren Wachstumsrückstand infolge des ihr noch zur Verfügung stehenden Dotterrestes wieder aufholen kann. Es würde sich somit nur um eine vorübergehende Grössendifferenz der beiden Larven handeln. Ein bleibender Grössenunterschied ergibt sich dagegen in jenen Fällen, wo ein quantitativer Unterschied des Nahrungsmaterials besteht, d.h. wo eine bedeutende Differenz in der Eizahl oder im Anteil von kleineren und grösseren Eiern der beiden Uteri bestanden hatte. Bezeichnend ist in solchen, wie auch in den Fällen mit ungleichmässiger Nahrungsaufnahme bei gleichem Nahrungsangebot, dass die Menge der aufgenommenen, bzw. zur Verfügung stehenden Nahrung das Wachstum in bezug auf die Körperdimensionen, nicht aber in bezug auf den Entwicklungsgrad der Larven beeinflusst. Zeitliche Verschiebungen in der Nahrungsaufnahme und im Uebertritt vom späten Stadium II zum frühen Stadium III sind nicht so ausgeprägt, dass ein äusserlich sichtbarer Unterschied im Entwicklungsgrad der beiden Larven auftreten würde. Diese Fälle unterscheiden sich daher ganz deutlich von Fällen mit Grössenunterschieden, die infolge der Trächtigkeitsaufnahme zu verschiedenen Fortpflanzungsperioden zustandegekommen sind und durch einen sehr ausgeprägten Unterschied im Entwicklungsgrad der beiden Larven gekennzeichnet sind.

Die Abhängigkeit der Grössenzunahme vom Nahrungsangebot kam auch in jenen Fällen zum Ausdruck, wo der eine Uterus eine, der andere zwei Larven enthielt. Die Einzellarve war durchwegs grösser als die beiden anderen Larven, welche das Nahrungsmaterial unter sich teilen mussten, wobei diese Teilung oft auch nicht gleichmässig erfolgte, so dass letztere auch ihrerseits wieder Grössenunterschiede aufwiesen.

In gewissen Fällen dürfte wohl die geringe Entwicklung der Kiemen bei einer Larve zu der Grössendifferenz der beiden Jungtiere geführt haben. Da die Kiemen, besonders im Stadium III, nicht nur respiratorische, sondern auch nutritive Funktion ausüben, ist denkbar, dass kürzere Kiemen mit kleinerer resorbierenden Fläche ein geringeres Wachstum zur Folge haben.

Ferner ist an die Möglichkeit zu denken, dass die Grössenunterschiede im Stadium III sich dadurch herausbilden können, dass die beiden Uteri eines Muttertieres verschieden stark sezernieren, wodurch das ungleiche Angebot an eiweissreicher Uterusflüssigkeit die Wachstumszunahme beeinflussen könnte.

Bei jenen drei Weibchen, deren beide Larven Grössenunterschiede von 10, 12 und 13 mm aufwiesen, stellt sich die Frage, ob der enorme Grössenunterschied nicht auf eine hormonale oder sonstige organische Störung bei der kleineren Larve zurückzuführen ist. Dass solche kleine Formen aber die Metamorphose beenden können, bewies mir der Fund eines neugeborenen, nur 39 mm messenden Alpensalamanders. Dieses Tierchen war vollkommen harmonisch gestaltet und sehr lebhaft.

Welches sind nun die Ursachen, die zu einer ungleichzeitigen Geburt gleichaltriger Alpensalamander führen?

Wie mir Beobachtungen im Terrarium an isoliert gehaltenen Weibchen zeigten, sind die Fälle von ungleichzeitiger Geburt der beiden Jungen häufiger als von gleichzeitiger Geburt. Die Zeitdifferenz betrug meistens einen Tag, häufig zwei bis drei Tage, in einem Fall sechs Tage. Ich nehme an, dass die ungleichzeitige Geburt im oben erwähnten Zeitraum einen normalen Vorgang und keine Anomalie darstellt. Dem Normalfall stehen aber jene Fälle gegenüber, bei denen zwischen der Geburt der beiden Jungen Wochen vergehen, oder bei denen das eine Junge frühzeitig im Herbst geboren wird, während das andere noch im Mutterleib überwintert und erst im Frühling des folgenden Jahres zur Welt kommt.

Ich vermute, dass ungleichzeitige Geburten mit grossem zeitlichen Zwischenraum die Folge von ungleichen Grössen der beiden Larven eines Muttertieres sind. Durch den verlängerten Aufenthalt im Uterus würde dem schwächeren Jungen mehr Widerstandkraft verliehen.

3. *Einseitige und doppelseitige Anomalien des Uterusinhaltes in Form von toten oder missgebildeten Larven und ausgebliebener Entwicklung.*

Ich möchte an dieser Stelle betonen, dass alle beschriebenen missgebildeten Larven lebten.

a) *Einseitige Anomalien*

Bei sieben Weibchen fand ich neben einem leeren Uterus zweimal eine tote Larve des Stadiums III, dreimal zähen Dotterbrei, aber keine Larve

und zweimal eine missgebildete Larve, aber weder Embryotropheier noch Dotterbrei.

Die Ursachen, welche zum Tod der beiden Larven geführt haben, kenne ich nicht. Der Grad ihrer Verwesung liess darauf schliessen, dass sie schon längere Zeit vor der Sektion gestorben waren. In jenen Uteri, die nur zähen Dotterbrei enthielten, liessen sich keine Anzeichen einer vorangegangenen Entwicklung nachweisen. Es ist möglich, dass sie gar kein Embryonalei empfangen hatten oder dass die Befruchtung desselben ausblieb. Bei den letztgenannten Fällen hatte der eine Uterus der betreffenden Muttertiere ganz offensichtlich nur ein Embryonalei, aber keine Embryotropheier empfangen. Die Ursache der Missbildung liegt wohl in der zu engen Umschliessung des Embryonaleies durch die Uteruswand, da diese infolge des unterbliebenen Eintrittes von Embryotropheiern nicht gedehnt worden war und daher einen konstant starken Muskeldruck auf das Embryonalei ausübte. Da die beiden Larven keinen Dotter zur Verfügung hatten, konnten sie auch nicht wachsen und massen entsprechend nur 9 und 5 mm. Die schwarze Pigmentierung der kleineren Larve sowie der Ausbildungsgrad ihres Kopfes lassen keinen Zweifel offen, dass es sich hierbei um eine zwei- wenn nicht gar dreijährige Missbildung handeln muss.

Zwölf Weibchen trugen in dem einen Uterus eine missgebildete Larve und Dotterbrei, in dem anderen Uterus eine normal entwickelte Larve, die viermal im Stadium III und achtmal im Stadium II stand. Nur zwei der missgebildeten Larven hatten Nahrungsdotter aufgenommen. Sie zeigten einen unproportionierten, gedrungenen Körperwuchs. Die anderen Missbildungen waren gekennzeichnet durch einen stark aufgetriebenen, durchsichtigen Bauch sowie durch das Fehlen von Kiemen und Extremitäten oder durch starke Körperdeformationen. Da ihre Mundöffnung nicht durchgebrochen war, hatten sie keine Nahrung aufnehmen können und waren entsprechend klein (6 bis 11 mm).

Bei drei Weibchen enthielt der eine Uterus eine missgebildete Larve, aber keinen Dotterbrei, der andere Uterus barg eine normal entwickelte Larve, die zweimal im Stadium III und einmal im Stadium II stand. Bei diesen drei Weibchen hatte der eine Uterus also nur ein Embryonalei, aber keine Embryotropheier empfangen, so dass die Entwicklung desselben wohl unter der Muskelkontraktion der Uteruswand zu leiden hatte und zu einer Missbildung führte.

Sechs Weibchen bargen in dem einen Uterus einen kleinen, harten Dotterpfropf oder zähen Dotterbrei, während der andere Uterus eine normal entwickelte Larve des Stadiums III trug. Der Dotter enthielt keine Reste von Larven und stammte mit grosser Wahrscheinlichkeit aus der gleichen Fortpflanzungsperiode wie die Larve der trächtigen Uteri. Die fehlende

Entwicklung ist wohl auf die fehlende Ausbildung eines Embryonaleies zurückzuführen.

Fünf Einzelfälle zeigten folgenden Befund:

1. Der linke Uterus enthielt eine Larve des frühen Stadiums III, der rechte Uterus ein Embryonalei und 46 Embryotropheier. Alle Eier stammten aus dem Vorjahre und waren abgestorben.

2. Der linke Uterus enthielt eine stark verweste Larve des Stadiums II, der rechte Uterus eine normal entwickelte Larve des Stadiums II.

3. Der linke Uterus enthielt eine tote Larve des Stadiums III, die Zeichen der beginnenden Zersetzung trug, der rechte Uterus trug eine normal entwickelte Larve des Stadiums III.

4. Der linke Uterus enthielt nur noch Knochenreste einer offensichtlich grösseren Larve und wenig trübe Flüssigkeit, der rechte Uterus barg eine normal entwickelte Larve des späten Stadiums III.

5. Der rechte Uterus enthielt eine normal entwickelte Larve des Stadiums III, der linke Uterus war leer und klein. Er wurde von einem 2 cm langen, durch Bindegewebe am Enddarm fixierten, unförmigen Gewebeklumpen überlagert und vollkommen verdrängt. Diese Ueberlagerung hatte einen Dauerausfall dieses Uterus zur Folge. Ich glaube kaum, dass diese extrauterine Missbildung, welche deutlich eine starre, zum Teil frei liegende Wirbelsäule erkennen liess, auf ein Embryonalei zurückzuführen ist, das sich frei in der Leibeshöhle entwickelt hatte. Es könnte sich bei diesem unorganisierten Gebilde um eine eingeschlossene Zwillingsfrucht *(foetus in foetu)* des Muttertieres handeln.

Ich möchte hier noch eine Beobachtung mitteilen, die ich an Embryonaleiern mit Schwanzknospenstadien gemacht habe, welche zur weiteren Aufzucht in 0,7%ige Kochsalzlösung gebracht wurden. Es hat sich gezeigt, dass Embryonaleier mit zu enger Gallerthülle, d.h. Eier mit kleinem Flüssigkeitsraum, oft zu Missbildungen führen. Bei einem Embryo im Schwanzknospenstadium konnte ich verfolgen, wie im Verlauf des weiteren Wachstums der Kopf seitlich gegen die rechte Flanke gedrückt wurde, während die Anlage des Schwanzes nach ventral und kranial auswuchs. Das satte Anliegen der rechten Kopfseite auf der rechten Flanke hatte zur Folge, dass die Ausbildung der Kiemen auf der betreffenden Seite unterdrückt wurde. Ich bin daher der Ansicht, dass viele der in den Uteri gefundenen Missbildungen auf Eier mit zu enger Hülle zurückzuführen sind. Hierzu dürften wohl namentlich jene Missbildungen zählen, die starke Lordosen oder Skoliosen der Rumpfwirbelsäule aufweisen, deren Schwanz nach ventral oder dorsal versteift ist oder in eine seitliche Spirale ausläuft und deren Kiemen nur einseitig voll entwickelt sind.

b) *Doppelseitige Anomalien*

Bei vier Weibchen fand ich in beiden Uteri Eier aus dem Vorjahre, die stark deformiert und hart oder zum Teil zu Dotterbrei zerfallen waren. Die Dotterkugel der Embryonaleier war trüb, die Eihülle zähflüssig. Zwei dieser vier Weibchen enthielten in einem Uterus kein Embryonalei. In diesen vier Fällen konnte die Ursache der ausgebliebenen Entwicklung auf den Mangel an Spermien in den Receptacula seminis zurückgeführt werden. Jene beiden Uteri, die kein Embryonalei enthielten, hätten auch beim Vorhandensein von Spermien einen Entwicklungsausfall erlitten.

Zwei Weibchen, die im Herbst getötet wurden, enthielten in beiden Uteri je ein Embryonalei und Embryotropheier des laufenden Jahres; alle Eier waren abgestorben. Während eines dieser Weibchen ebenfalls keine Spermien im Receptaculum seminis enthielt, so dass eine Befruchtung ausbleiben musste, konnte ich beim andern Weibchen lebende Spermien in den Samenschläuchen nachweisen. Ich nehme an, dass dieses Weibchen zur Zeit der Ovulation keinen Spermavorrat mehr besass und erst zu einem Zeitpunkt neu begattet wurde, als die beiden Embryonaleier schon abgestorben und nicht mehr befruchtungsfähig waren.

Ein Weibchen enthielt im linken Uterus viel Dotterbrei, im rechten Uterus eine tote Larve des frühen Stadiums III. Da sich im Dotterbrei des linken Uterus keine Gallerte vorfand, die als Rest einer Eihülle hätte gewertet werden können, muss angenommen werden, dass der betreffende Uterus kein Embryonalei empfangen hatte. Die tote Larve des rechten Uterus war offenbar das Opfer ihrer Fressgier geworden. Ihr Bauch war durch übermässige Dotteraufnahme extrem dick und überdehnt worden, so dass ein Riss in der Flanke entstanden war.

Ein anderes Weibchen enthielt im Herbst im linken Uterus Eier des laufenden Jahres, aber kein Embryonalei. Der rechte Uterus enthielt eine in Verwesung begriffene Larve und in trüber, übelriechender Flüssigkeit eingelagert wenig körnigen Dotterbrei. Die Larve befand sich — Kopf und Rumpf eng S-förmig zusammengekrümmt — in Querlage und wurde in dieser Stellung durch die Uteruswand offensichtlich fixiert. Die dadurch entstandene starke und im Verlaufe der Nahrungsaufnahme grösser werdende Ueberdehnung der rechten, nach aussen gebogenen Bauchregion führte zum Bersten der Bauchwand, damit zum Austritt der Eingeweide und zum pränatalen Tod.

4. *Mehr als eine Larve in einem oder in beiden Uteri*

Der folgende Anomalietyp umfasst all jene Weibchen, welche, vom Normalfall abweichend, mehr als zwei Larven zur Entwicklung brachten. Mehr als eine Larve

in einem oder in beiden Uteri traf ich in 27 Fällen. Dabei zeigten sich folgende Befunde:

a) Bei zehn Weibchen enthielten beide Uteri je zwei normal entwickelte Larven, davon je viermal im Stadium I und II und zweimal im Stadium III.
b) Sechs Weibchen brachten in dem einen Uterus eine, in dem anderen zwei normale Larven zur Entwicklung, die zweimal im Stadium II und viermal im Stadium III standen.
c) Bei drei Weibchen war der eine Uterus leer, der andere barg zwei normal entwickelte Larven des Stadiums III.
d) In zwei Fällen fand ich in dem einen Uterus neben einer normal entwickelten Larve eine Missbildung vor, während der andere Uterus zwei normale Larven enthielt; die Larven standen im Stadium II bzw. Stadium III.
e) Die restlichen sechs Fälle wurden je einmal beobachtet und zeigten folgendes Bild:

1. Linker Uterus mit drei, rechter Uterus mit einer Larve; alle vier Larven standen im Stadium II und waren normal entwickelt.

2. Linker Uterus mit drei missgebildeten Larven des Stadiums II, wovon zwei kugelige Gestalt besassen; der rechte Uterus war leer.

3. Linker Uterus mit zwei toten Larven des Stadiums III, die wohl als Folge der gering entwickelten Kiemen gestorben waren; rechter Uterus mit einer normal entwickelten Larve des Stadiums III.

4. Der linke Uterus enthielt in viel Dotterbrei eingelagert eine normale und eine missgebildete Larve des Stadiums II, der rechte Uterus war leer.

5. Der linke Uterus war mit viel Dotterbrei angefüllt, liess aber keine vorausgegangene Entwicklung feststellen, der rechte Uterus barg zwei normal entwickelte Larven des Stadiums III.

6. Der linke Uterus enthielt eine normale und eine missgebildete Larve, der rechte Uterus eine normalentwickelte Larve. Alle Larven standen im Stadium II.

Die Tatsache, dass gelegentlich zwei Larven in einem Uterus zu finden sind, wurde von früheren Autoren mit der Annahme begründet, dass sich neben einem Embryonalei auch ein Embryotrophei entwickeln könne. Diese Annahme habe ich schon im vorausgehenden Kapitel widerlegt.

Wunderer (1910) fand in drei Uteri je zwei Embryonen in der gleichen Eihülle vor. Diese Beobachtung veranlasste ihn zu der Behauptung, dass eine Mehrzahl von Embryonen älterer Stadien auf eine Mehrzahl von Embryonen in einem und demselben Embryonalei, also zwei ältere Embryonen auf eineiige

Zwillinge zurückzuführen seien. Diese Anomalie entstehe dadurch, dass durch irgend einen Zufall zwei Eier in eine Hülle geraten. Da bei *Salamandra atra* die Eier häufig von verschiedener Grösse sind, sei es naheliegend, dass es um so eher zur Bildung von eineiigen Zwillingen komme, je kleiner die abgelösten Eier seien, welche zuerst im Ovidukt kaudalwärts vorrücken. Ebenso naheliegend sei es, dass die Möglichkeit für die Entstehung einer Missbildung mit der Zunahme der Zahl der Embryonen in einer Hülle wächst, nicht nur deshalb, weil kleine Eier die Entstehung dieser Anomalie zu begünstigen scheinen, sondern auch weil die Embryonen in dem dürftigen Raume sich an der Entwicklung gegenseitig behindern (S. 49).

Obwohl ich nie zwei Eier oder zwei Larven in einer gemeinsamen Hülle angetroffen habe, möchte ich das gelegentliche Vorkommen dieser Erscheinung nicht bezweifeln. Dagegen dürfen solche Doppelbildungen nicht als eineiige Zwillinge bezeichnet werden, da die Larven, wie aus der Beschreibung von WUNDERER zu entnehmen ist, aus zwei verschienenen Eizellen hervorgehen. WUNDERERS Erklärung für die Entstehungsweise von zwei Larven in einem Uterus erachte ich nur in den wenigsten Fällen als zutreffend. Dass die Bildung von „eineiigen Zwillingen“ um so häufiger auftrete, je kleiner die abgelösten Eier seien, bezweifle ich insofern, als die kleinen Eizellen wohl kaum eine normale Entwicklungsfähigkeit besitzen.

Die Sektionsbefunde an Uteri mit ungefurchten Eiern, Embryonen oder Larven des Stadiums I haben mir bewiesen, dass im Normalfall eine Mehrzahl von Larven auf eine Mehrzahl von Embryonaleiern zurückzuführen ist. Missbildungen, welche neben einer normal entwickelten Larve vorkommen, gehen ebenfalls aus Embryonaleiern und nicht aus Embryotropheiern hervor. Die Bezeichnung einer Missbildung als „Nebenembryo“ im Sinne von SCHWALBE (1896) oder als „Abortivembryo“ im Sinne von KAMMERER (1904) im Gegensatz zu einem „Hauptembryo“ ist daher nicht berechtigt.

Die Angabe FATIOS (1872), wonach in jenen Fällen, wo zwei Larven in einem Uterus heranreifen, die eine Larve absterben und der anderen als Nahrung dienen soll, kann ich nicht bestätigen.

Ebensowenig trifft die Behauptung verschiedener Autoren zu, dass der Alpensalamander ab 1000 m Höhe regelmässig nur noch zwei Junge zur Entwicklung bringe. Eine Vielzahl von Larven lässt sich in jeder Höhenlage beobachten.

Die Ergebnisse KAMMERERS (1908) über „freiwilliges Larvengebären“, sowie die „Vererbung der Fortpflanzungsveränderungen“ bei *Salamandra atra*, nach welcher bei „habituell gewordenem Larvengebären“ drei bis neun Larven bei einer Trächtigkeitsperiode resultieren sollen, sind nicht haltbar. Es gelang mir auch nicht ein einziges Mal, unter den von KAMMERER angegebenen Versuchsbedingungen ein Weibchen zur Ablage von Larven ins Wasser zu zwingen. Es ist mir auch völlig unklar, wie „drei bis neun Larven von 35 bis 45 mm Totallänge“

(S. 47) in den beiden Uteri eines Weibchens Platz finden sollten. Ich pflichte daher, soweit die Untersuchungen den Alpensalamander betreffen, der Aussage GOLDSCHMIDTS (1959, S. 149) über den „Fall KAMMERER" bei: „Es ist durchaus möglich, dass er einer der grössten Fälscher aller Zeiten war; und es ist ebenso gut möglich, dass er die Natur nur korrigierte, ohne sich klar zu machen, dass so etwas in Betrug ausarten konnte."

IV. DISKUSSION

Die Einzigartigkeit der Fortpflanzungsbiologie des Alpensalamanders wird durch unsere Untersuchungen bestätigt. Sie liegt zur Hauptsache in den folgenden Punkten:

— der vollkommenen Viviparie, welche auch die Metamorphose in den Mutterleib verlegt.
— der Art der intrauterinen Ernährung, welche physiologisch einer plazentalen Ernährung nahe kommt.
— der vollständigen Unabhängigkeit vom Wasser oder seiner Nähe.
— der ausserordentlich geringen Fortpflanzungsrate, welche bedingt ist
  = einerseits durch die extrem geringe Zahl der Jungen pro Fortpflanzungsperiode (2)
  = andererseits durch die extrem lange Dauer des Entwicklungszyklus (drei und vier Jahre).

In allen diesen Punkten steht *Salamandra atra* unter den europäischen Amphibien einzig da.

Die Beobachtungen des Paarungsverhaltens haben ergeben, dass die früheren Literaturangaben nur einen kleinen Ausschnitt des gesamten Paarungsablaufes schildern, zum Teil falsch sind oder Männchenpaarungen betreffen.

Die widersprüchlichen Aussagen bezüglich Trächtigkeitsaufnahme und Trächtigkeitsdauer ergeben sich vor allem dadurch, dass frühere Autoren, mit Ausnahme von WUNDERER (1910), für *S. atra* eine zeitlich nicht begrenzte Trächtigkeitsaufnahme annahmen und auf eine oder mehrere Trächtigkeiten pro Jahr schlossen.

Die Sektionsbefunde haben demgegenüber ergeben, dass die Zeit der Trächtigkeitsaufnahme in 1000—1700 m Höhe an den Monat Juni gebunden ist und sich in 650 m Höhe auf die Zeit von Mitte Mai bis Ende Juni beschränkt. Es ist nicht ausgeschlossen, dass die Fortpflanzung in Jahren mit ausgesprochen starken Schneefällen und kalter Witterung erst im Monat Juli einsetzt und sich in grossen Höhen gar in den Monat August erstreckt.

Im Gegensatz zur Zeit der Trächtigkeitsaufnahme der Weibchen ist die Paarungszeit sehr ausgedehnt und erstreckt sich von Mitte oder Ende Mai bis

Mitte August. Die Männchen zeichnen sich durch eine sehr grosse Spermaproduktion aus, welche mit zunehmendem Alter noch wesentlich ansteigt, indem neue Hodenpaare angelegt werden. Es wurden bis zu fünf Paar funktionstüchtiger Hoden gefunden. Ueber die segmentierten männlichen Geschlechtsorgane wird in einer separaten Publikation berichtet werden.

Die Zahl der Männchen und der Weibchen fand ich in allen vier untersuchten Höhenlagen annähernd gleich. KAMMERER (1904), WUNDERER (1910) und HARMS (1946) geben jedoch im Geschlechtsverhältnis ein sehr starkes Ueberwiegen der Männchen an (bis 3: 1). Sicher sind lokale Verschiedenheiten im Geschlechtsverhältnis möglich. Dennoch scheint mir, dass die genannten Autoren einen wichtigen Faktor ausser Acht gelassen haben, nämlich, dass die Männchen bei Regenwetter weit lauffreudiger sind als die Weibchen. Bei frei im Regen sich bewegenden Tieren fand ich auch stets ein starkes Ueberwiegen der Männchen, manchmal sogar 5—10 Männchen auf ein Weibchen. Für eine genaue Feststellung des Geschlechtsverhältnisses ist daher das systematische Absuchen der Schlupfwinkel unerlässlich.

In den verschiedenen Höhenlagen wird die Larvenentwicklung durch die Klimaverhältnisse entscheidend beeinflusst. In 650—1000 m Höhe dauert die Tragzeit zwei, in 1400—1700 m Höhe drei Jahre. Interessant wären Untersuchungen an Weibchen aus 1200 und 1300 m Höhe, da offenbar innerhalb dieses Höhengürtels der Uebergang von der zweijährigen zur dreijährigen Tragzeit zu erwarten ist. Von ebenso grossem Interesse wären, wie schon WUNDERER (1910) anregte, Untersuchungen an Weibchen aus der Schneeregion (2800—3000 m), da die klimatischen Faktoren in jenen Höhen besonders ins Gewicht fallen und die Larvenentwicklung noch mehr verzögern dürften. Es ist anzunehmen, dass *Salamandra atra* in der Schneeregion zur Vollendung einer Trächtigkeit vier Jahre benötigt und nur alle fünf Jahre gebärt.

Bei den Versuchen zur künstlichen Besamung hat es sich gezeigt, dass nur Embryonaleier entwicklungsfähig sind. Eine genaue Protokollierung des Furchungsablaufes und eine sorgfältige Betreuung der Eier war leider aus zeitlichen Gründen nicht möglich. Eine Wiederholung der Experimente wäre in bezug auf den zeitlichen Ablauf der Eifurchung wünschenswert, wobei darauf geachtet werden müsste, dass die Eier bei einer konstanten Temperatur von etwa 15—16° C in stets frischer Flüssigkeit gehalten würden. Es ist durchaus denkbar, dass die Versuche unter den genannten Bedingungen auch in Wasser, das reichlich mit Sauerstoff versehen wird, erfolgreich verlaufen und sich die Larven gar bis zur Metamorphose aufziehen liessen. Als Nahrung kämen vorerst Dotterstücke von Embryotropheiern, später Zooplankton und Tubifex in Frage.

Die grosse Zahl von Larvenmissbildungen und Entwicklungsausfällen, deren Ursachen in den wenigsten Fällen eindeutig geklärt werden konnten, deuten auf intrauterine Selektion hin. Die Folge einer frühzeitigen Selektion wäre eine

grössere Lebenserwartung der geborenen Jungtiere. Das Studium der Larvenmissbildungen böte einem Histologen ein überaus reiches Betätigungsfeld.

V. Zusammenfassung

1. Das Paarungsverhalten von *Salamandra atra* Laur. wurde anhand von Material aus den Urner, Schwyzer und Glarner Alpen (650—1700 m Höhe) eingehend studiert und in allen Phasen photographisch belegt.
2. Frühere Literaturangaben über das Paarungsverhalten erwiesen sich als falsch oder schildern nur einen kleinen Teil des gesamten Paarungsablaufes.
3. Die Paarungszeit erstreckt sich in 650 m Höhe auf die Zeit von Mitte Mai bis Mitte August, in 1000—1700 m Höhe auf die Zeit von Ende Mai bis Mitte August, wobei ein Weibchen mehrmals in einem Sommer begattet werden kann.
4. Die Ovulation ist eine gesamthafte und erfolgt ohne merkliche Intervalle, d.h. die Eier werden in einem Schub abgelöst.
5. Der Unterschied zwischen Embryonalei und Embryotropheiern wird im Ovidukt dadurch ausgebildet, dass beim Eiabstieg nur das erste Ei, in seltenen Fällen die beiden ersten Eier mit einer dicken Gallerthülle versehen werden, während die übrigen Eier zwar teilweise noch eine dünne Gallerthülle empfangen, grösstenteils aber hüllenlos bleiben.
6. Nach beendetem Eiabstieg erfolgt die Befruchtung im kaudalen Abschnitt der Uterus, wobei ein von der Eihülle in den Muttermund gepresster Gallertpfropf den Spermien als Aufstiegsweg aus den Receptacula seminis in den Uterus dient.
7. Im Normalfall wird in jedem Uterus nur ein Ei, das Embryonalei, befruchtet, während die hüllenlosen Eier unbefruchtet bleiben.
8. Die Eientwicklung ist vom Ausbildungsgrad der Eihülle abhängig. Eier mit dünner Gallerthülle bleiben, sofern sie befruchtet wurden, auf einer sehr frühen Entwicklungsstufe (Zwei- oder Vierzeller) stehen und zerfallen wie die hüllenlosen Eier zu Dotterbrei.
9. Eine Entwicklung von hüllenlosen Embryotropheiern findet nicht statt. Eine Mehrzahl von Embryonen oder Larven in einem Uterus geht daher stets auf eine Mehrzahl von Embryonaleiern zurück.
10. Die Zeit der Trächtigkeitsaufnahme von *Salamandra atra* ist stark begrenzt. Sie erstreckt sich in 650 m Höhe von Mitte Mai bis Ende Juni, in 1000, 1400 und 1700 m Höhe über den ganzen Juni. Nach diesen Zeitabschnitten werden Weibchen der betreffenden Höhenlagen nicht mehr trächtig.

11. Die Weibchen der Höhenlagen von 650 und 1000 m bringen ihre Jungen im Sommer des dritten Trächtigkeitsjahres nach zweijähriger Tragzeit, jene auf 1400 und 1700 m im Sommer des vierten Trächtigkeitsjahres nach dreijähriger Tragzeit zur Welt.
12. Die Larven nehmen im Uterus vom mittleren Stadium III an eine feste, d.h. unveränderliche Lage ein. Kopf- und Steisslage sind gleich häufig.
13. Die Jungen kommen auch entsprechend in Kopf- oder Steisslage zur Welt, wobei sie aktiv am Geburtsvorgang teilnehmen und sich den Weg selber bahnen.
14. Weibchen, welche gebären, werden nicht mehr im Jahre der Niederkunft, sondern erst im folgenden Jahr wieder trächtig. Der Nachwuchs des Alpensalamanders beträgt somit in der Subalpinregion alle drei Jahre, in der alpinen Region sogar nur alle vier Jahre zwei Junge.
15. Neben Anomalien der Ovarien und der ableitenden Geschlechtswege wurden zahlreiche und mannigfaltige Anomalien des Uterusinhaltes beschrieben, wie: a) Trächtigkeitsaufnahme der beiden Uteri in verschiedenen Fortpflanzungsperioden, d.h. in verschiedenen Jahren. b) Bedeutende Grössenunterschiede gleichaltriger Larven bei Muttertieren und ungleichzeitige Geburt gleichaltriger Jungtiere. c) Einseitige und doppelseitige Anomalien in Form von toten oder missgebildeten Larven und ausgebliebener Entwicklung. d) Mehr als eine Larve in einem oder in beiden Uteri.

Summary

1. The mating behavior of *Salamandra atra Laur.* has been studied in detail by using animals collected from the Alps of Uri, Schwyz and Glarus (altitude 650-1700 m). It was documented photographically in all phases.
2. References from earlier literature on the mating behavior have been shown to be wrong, or describe only a small part of the whole mating process.
3. The mating period extends from the middle of May to the middle of August at 650 m altitude, and from the end of May to the middle of August at 1000-1700 m altitude. During each summer a female can be mated several times.
4. The ovulation takes place continuously without noticable intervals, i.e. the eggs are released in a batch.
5. The difference between the embryonic egg and the embryotrophic eggs is accomplished in the oviduct. During their descending movement only the first egg and in rare cases the first two eggs are provided with jelly membranes,

whereas most of the remaining eggs remain naked, though some of them may receive a thin jelly layer.

6. At the completion of egg descendence fertilization takes place in the caudal section of the uterus, during which a jelly plug formed by pressing the egg membrane into the uterine orifice serves as the ascending path of the sperm from the seminal receptacle into the uterus.
7. Normally only one egg, the embryonic egg, in each uterus is fertilized, whereas those eggs having no jelly membrane remain unfertilized.
8. The development of the egg is dependent on the degree of membrane formation. Eggs with a thin jelly membrane, if they were fertilized, stop development at very early stages (two to four cells) and disintegrate to a yolk mass like the eggs without jelly membrane.
9. The development of embryotrophic eggs without jelly membrane does not take place. An excessive number of embryos or larvae in each uterus is thus always due to an excessive number of embryonic eggs.
10. The gestation period of *Salamandra atra* is strictly limited. It lasts, at 650 m altitude, from the middle of May until the end of June; at 1000, 1400 and 1700 m over the whole month of June. After these dates females of the corresponding altitude will be no more pregnant.
11. For females at an altitude of 650-1000 m, birth of the young animals occurs in the summer of the third pregnant year after a gestation period of two years, for those at altitudes of 1400 and 1700 m in the summer of the fourth pregnant year after a gestation period of three years.
12. From the middle III stage onward there is no more change in the position of the larvae in the uterus. Head- or rumpposition are equally frequent.
13. The youg animals are born according to the head- or rumpposition and take an active part in the paturition process.
14. Females which bear will not be pregnant again the same year, but only in the following year. This means that the rising generation of the alpine salamander in the subalpine region amounts to two individuals every three years, and in the alpine region even only every four years.
15. Beside abnormalities of the ovaries and the derived genital tract, numerous and manifold abnormalities of the uterine content were described; these include: *a*) start of gestation in both uteri at different reproductive periods, i.e. in different years, *b*) significant difference in the size of larvae of the same age in the adult female and the birth of young animals of the same age at different times, *c*) one-side and double-side abnormalities in the form of dead or malformed larvae and arrested development, *d*) more than one larva in one or both uteri.



Paarung :

FIG. 1. Aufsteigen.



FIG. 2. Kopfreiben.



FIG. 1. Unterkriechen.



FIG. 2
Das Weibchen wird vom Männchen mit einem Nackenschub vorne vom Boden abgehoben.

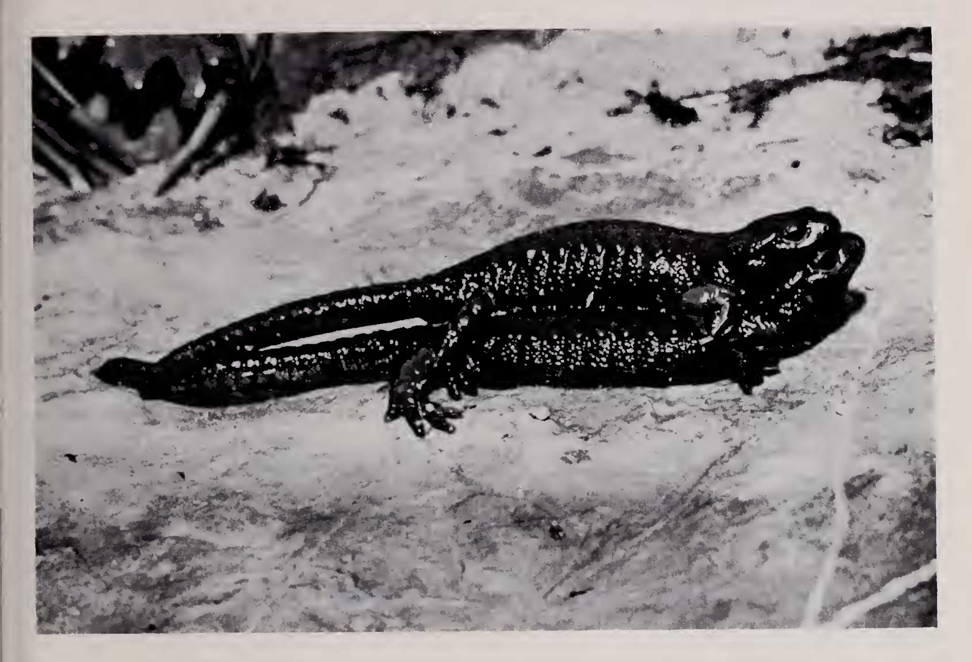


Fig. 1. Klammergriff; oben ♀, unten ♂.

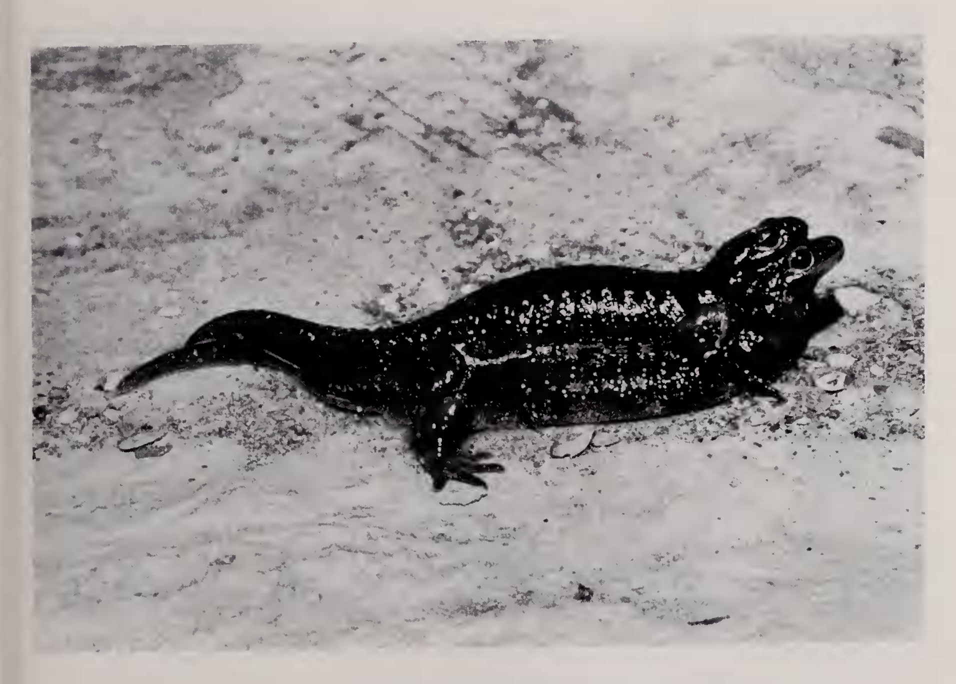


Fig. 2. Kehlreiben.



Fig. 1. Schwanzwurzelreiben.



Fig.. 2.
Absetzen des Spermatophors. Der Spermatophor ist im Kloakenspalt sichtbar.